

М.Г. Романовский, Р.В. Щекалев

СИСТЕМА ВИДА У ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ



УДК [581.93:582](253)
ББК 28.59(0,114)
Р69

Романовский М.Г., Щекалев Р.В. Система вида у лесных растений. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 212 с., ил.

В отличие от морфологических и эколого-физиологических описаний, рассматривающих вид как нечто однородное, а организмы, его представляющие, как случайные реализации единого общевидового типа, мы предлагаем описание вида в форме правильно организованной системы, объединяющей многочисленные дискретные варианты строения индивидов и типов их поведения. Мы считаем необходимым дифференцировать варианты (как обратимые, так и необратимые) морфологической изменчивости (полиморфизм) или изменчивости поведения (полиреактивность) особей одного вида. В первой главе утверждаются методические принципы и статистические подходы к изучению неоднозначной, многомерной внутривидовой структуры. Во второй главе в первом разделе рассмотрены серии форм, определяющих амплитуду внутривидовой изменчивости особей и популяций, анализируется полиморфизм метамерных органов и то, как он сочетается с полиморфизмом индивидуумов. Во втором — неоднозначность реакций (полиреактивность) индивидуумов и популяций на идентичные раздражающие факторы. В третьей главе обсуждаются вопросы адаптации и эволюционного развития политипического вида, видообразования.

Основные примеры, приведенные нами, в подавляющем большинстве касаются лесных древесных растений, но рассматриваемые закономерности структуры видов приложимы и к иным биологическим объектам. Книга предназначена для научных работников, аспирантов и студентов, лесоводов, экофизиологов растений, исследователей популяционной структуры, селекционеров и эволюционистов.

Ответственный редактор

доктор биологических наук В.В. Рубцов

Рецензенты:

доктор биологических наук В.В. Коровин

доктор биологических наук В.Г. Storozhenko

Romanovsky M.G., Shchekalev R.V. Forest plant species variation system. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2014. 212 p., il.

In contra to usual morphological and ecophysiological descriptions of a species presenting them as a monomorphic objects and its individual organisms variation as occasional realizations of a total program, we should consider a species as a regular system consolidating some diversity of alternative variants (morphs, types) of individual structure and behavior. We clearly feel a need of differentiation of both reversible and irreversible numeral variants (morphs, types) of intraspecies diversity in morphology (polymorphism) and behavior (polytropism). In the first chapter we state the methodical principles and statistical approaches to study polytypic objects with a multiplex heterogeneous structure. In the first division of the second chapter we consider morphological rows (series of morphs) discriminating the limits of intraspecies variation in individual and population characters; the polymorphism of metamerous and how it combines with individual polymorphism are analyzed. In the second division of the chapter — we state the heterogeneity of individual and population behavior (polytropism) including physiological reactions on the same irritating factor. In the third chapter we discuss the peculiarities of adaptation, evolution and new species formation in a polytypic system of intraspecies diversity.

We get the main examples in a forest plant species but at the same time we see the opportunity of applications the same reasons and approaches to other biological objects. Our book is addressed to scientists, aspirants and students, foresters, plant physiologists, population structure investigators, plant-breeders and evolutionists.

Editor of Chief Dr. sci. (Biology) V.V. Rubtsov

Reviewed by: Dr. sci. (Biology) V.V. Korovin
Dr. sci. (Biology) V.G. Storozhenko

© Российская Академия наук, 2014
© Товарищество научных изданий
КМК, издание, 2014
© Романовский М.Г., Щекалев Р.В.,
текст, иллюстрации, 2014

ISBN 978-5-87317-982-4

ГЛАВА 1

ВОПРОСЫ МЕТОДОЛОГИИ И МЕТОДИКИ АНАЛИЗА

Главное свойство биологической информации — ее неповторимость. Уникальные погодные условия сезона. Уникальные особенности места сбора материала. Уникальные особенности вида и конкретного растения, с которым работает исследователь.

Многолетние, а потому повторяющиеся, черты морфологии (габитуса) деревьев в связи с длительностью их жизни, сопоставимой с длительностью жизни человека, иногда видятся нам «вечными» и воспроизводимыми. На самом же деле они уникальны. Многие эколого-физиологические процессы протекают мгновенно, и, кажется, вообще никогда не повторяются, особенно если ограничено время исследования.

Обычно биологическую информацию нельзя охватить, сохранить или представить всю. Поэтому традиционный путь — отобрать из нее показательные легко интерпретируемые кусочки, опубликовать их и забыть об остальном необъясненном материале.

Второй путь, если разброс данных не слишком велик или если мы не в состоянии оценить величину варьирования, — рассчитать уравнения регрессии. Причем, часто исследователь ожидает, — чем больше факторов он введет в регрессионное уравнение, тем точнее выйдет описание. И почти всегда исследователь воспринимает организм и представляемый им вид как монотип с единой нормой реакции, искажаемой бесконечным разнообразием внешних условий. О возможных альтернативных вариантах ответа на стандартное воздействие почти всегда забывают.

Мы же пойдем по пути, основанном на идее многозначности возможных ответов при достаточно жесткой повторяемости параметров каждого из них (Вавилов, 1967; Серебровский, 1970; Филипченко, 1978; Романовский и др., 2008). И хотя применительно к растениям не принято обычно говорить о поведении, мы будем обсуждать именно поведенческие проблемы: многообразие вариантов ответа и правила выбора одного из них.

На уровне организмов, представляющих один и тот же вид, мы ожидаем увидеть разнообразные формы индивидуумов — полиморфизм.

На уровне отдельной особи — разнообразие реакций («политропизм»).

Морфологические характеристики организма, олицетворяющего некоторое множество, изображают в виде распределений. Среднее значение признака у представителя вида или популяции, вокруг которого конкретные результаты измерения параметров рассеиваются (диспергируют) под действием случайных «возмущений». Если для монотипического вида средняя величина признака — одна, то при политипической картине вида средних — много (по крайней мере, несколько). Статус моды (доминанты) переходит со временем от одного среднего значения к другому. Из набора модальных значений признака, свойственных виду, популяции, или

же единичному организму, объект выбирает наиболее подходящее для данной ситуации. У вида или популяции нет единого типа, лица. Нередко нет единого образа и у индивидуума. Биологические объекты политипичны.

Идеи неоднозначности поведения и неоднозначности формы организма (идеи «политропизма» и «полиморфизма») трудно приживаются в нашем сознании. Мы охотно допускаем очень сложные модели с фазовыми переходами молекул физиологически активных веществ, но выбор новой линии поведения в ответ на изменившиеся условия, диктуемый перестройкой структуры молчащих и экспрессируемых (работающих) участков генома, многим биологам представляется не реальным.

Между тем, только многообразное описание объекта способно помочь нам систематизировать не только морфометрические показатели, но и львиную долю эколого-физиологической информации, хранить и накапливать ее с минимальными потерями. Задача нашей книги — попытаться убедить в этом искушенного читателя.

Постановка наблюдений, с помощью которых мы желаем обнаружить неоднозначность морфологических признаков и реакций, с самого начала работы должна, как минимум, допускать такую возможность. К примеру, исследуя квантовые явления в динамике годичных колец (Щекалев, Тарханов, 2006), мы с самого начала должны отказаться от данных, усредненных по многим особям, и использовать только индивидуальные ряды. Далее, если мы предполагаем наличие вариантов в поведении разных участков камбия, — следует опираться только на ряды наблюдений по отдельным радиусам, радиальным сериям клеток, отложенным одной меристематической площадкой, или даже одной материнской клеткой, без усреднений по нескольким радиусам, или по всему поперечному спилу. Каждый шаг обобщения, усреднения данных сужает возможности дальнейших исследований неоднозначности структур и реакций.

При описании политипического объекта иным становится критерий истинности суждений: исчезает обязательное требование строгой повторяемости результата в разных опытах, которое, кстати сказать, никогда не соблюдалось строго в целом ряде разделов биологии. Например, в эколого-физиологических исследованиях, по своей методологии ближе всего стоящих к точным естественным наукам, повторяемость средней величины параметра обеспечивается с большим трудом (с длинным перечнем условий и оговорок). В политипическом описании объекта критерием истинности результата становится воспроизводимость (повторяемость) набора типов или ответов, из числа существующих у объекта. Для данного конкретного типа морфологии или реакции объекта, если удалось его выделить из общей «кучи» и найти рецепт многократных повторных выделений, о реальности его существования будет свидетельствовать повторяемость его характеристик. Для политропизмов при этом характеристикой служит регрессия, описывающая реакцию объекта на градации определенного воздействия (зависимость «доза–эффект»).

Поскольку о наличии альтернативных вариантов формы и поведения мы будем судить по групповой изменчивости морфометрических и физиологических показателей, то важно не спутать естественные группы с проявлениями артефактной дискретности. Поэтому рассмотрим некоторые распространенные случаи появления псевдо дискретных событий.

Регулярно повторяющиеся колебания частот объекта в классах распределения бывают связаны с привычкой преимущественного округления до четных величин. Это порождает повторяющиеся в выборках преобладания четных чисел. При измерении диаметров ствола с приближением 1-см таксаторами, привыкшими к 2-см шкалам, выражено преобладание вариантов в четных классах. Примером такого псевдо дискретного распределения могут служить результаты измерения диаметров стволов березы на лесосеменной плантации студентами МГУЛ после прохождения практики по лесной таксации (рис. 1.1). Максимумы плотности 2, 4, 6, ..., 24 см не отражают естественной дискретности объекта.

К появлению артефактной дискретности нередко приводит работа с измерительными шкалами, на которых выделены риски кратные 5. Часто, особенно при быстром считывании результатов, появляются систематически повторяющиеся и статистически достоверные колебания частот измеряемой величины (рис. 1.2), которые можно принять за проявления квантованности объекта. В классах распределения, включающих выделенные риски, и в классах, расположенных посредине между ними, накапливаются избыточные частоты. Классы же, прилежащие к кратным 10, искусственно обедняются вариансами.

Аналогичный эффект дают измерения, точность которых не оправдано завышена с точки зрения исполнителей. Так, измерение высоты саженцев при выкопке с приближением 1 мм, тогда как положение начала отсчета, корневой шейки, определяется с точностью ± 3 мм, явно излишне. При спешке или усталости измерителей, отсчеты снимаются с приближением 5 или 10 мм. Тогда вместо номинальной точности 1 мм, получается смесь измерений, выполненных с приближениями 1, 5 и 10 мм. В больших выборках возникают выраженные, статистически значимые и повторяющиеся колебания частот.

Поэтому для обнаружения групповой изменчивости объекта, измерения следует выполнять с приближением более грубым, чем номинальная приборная точность. Темп измерений должен обеспечивать спокойное считывание результатов. Отсутствие артефактной дискретности, как правило, обеспечивают современные автоматизированные методы измерения физиологических и некоторых морфологических параметров.

При обработке и представлении исходных данных, если мы рассчитываем увидеть в них нечто неординарное, некий «образ», который еще предстоит распознать, следует как можно полнее сохранять первичные данные. Нужно как можно дольше не переходить к обобщающим характеристикам, таким как дисперсии, коэффициенты вариации, коэффициенты корреляции и др., как можно дольше избегать признаков соотношений ($X:Y$) и уравнений регрессии. Основным отображением объекта мы считаем распределение измеренной величины (X) или двух величин ($X; Y$). Эти простейшие случаи легко анализировать зрительно. Трехмерные распределения — сложнее (можно в виде послойной томограммы). Многомерные распределения поддаются уже только аналитическому исследованию и наглядность «образа» утрачивается. Многомерный анализ с выделением главных 3–4 компонент, если он срабатывает, чаще всего свидетельствует о методической беспомощности автора, который не сумел отыскать «ведущие» дифференцирующие признаки с помощью более простых методов.

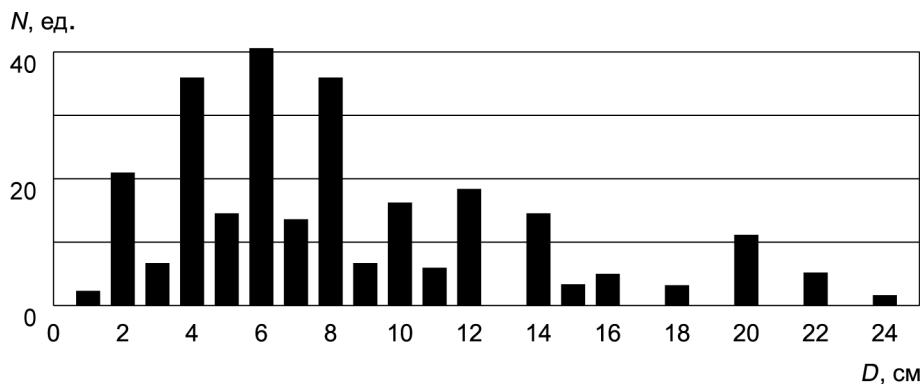


Рис. 1.1. Распределение 14-летних берез *Betula pendula* Roth. var. *carelica* Merkl. по диаметру ствола на высоте 0,2 м (Семенная плантация Катварского лесничества Лимбажского лесхоза, Латвия, 1976 г.)

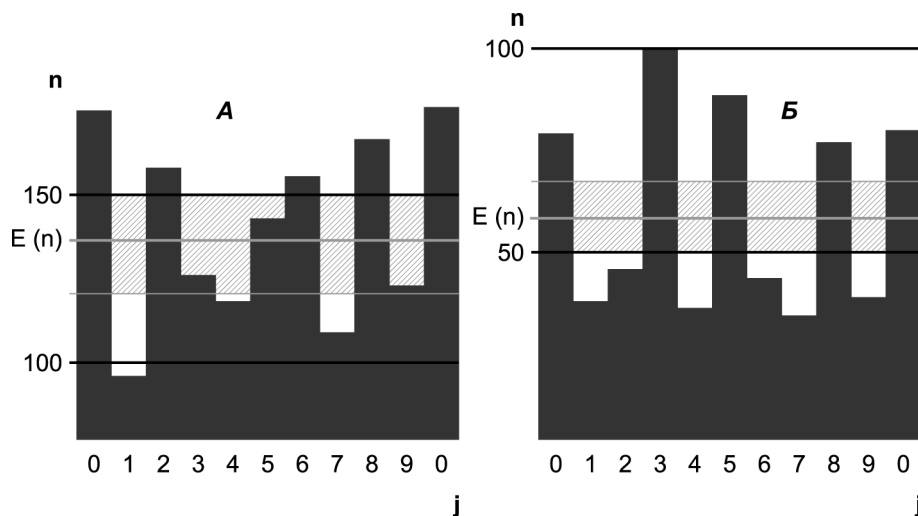


Рис. 1.2. Распределения измерений, выполненных шкалами с выделенными рисками кратными 5, по классам j , соответствующим числу делений $10i+j$, где $i=N, N+1, N+2, \dots; j=0, 1, \dots, 9$.

А — рост мужчин, измерения военной призывной комиссии, см;

Б — длина сосновой хвои, мм (Прохоров, Романовский, 1990).

Ожидаемые средние частоты $E(n)$, экземпляр на 1 класс.

Заштрихован доверительный интервал $P=0,95$.

Для выявления «образа», в особенности если он сложный, требуется очень большой объем данных. Поэтому частоты распределений одномерных параметров (признаков) мы обычно усредняли на скользящем интервале значений X , а поверхности распределений по двумерным признакам сглаживали в скользящем прямоугольнике $(X; Y)$.

Выбор интервала осреднения поверхности распределения определяет возможности дальнейшего исследования многозначного «образа». На первых этапах работы

можно подбирать величину интервала сглаживания так, чтобы неоднородности распределения, повторяющиеся в разных выборках, при сглаживании не исчезали.

Основной критерий реальности существования групп (подгрупп) и связанных с ними неоднородностей (максимумов плотности распределения)—их повторяемость в разных выборках при относительном сходстве условий. В самом общем виде требование повторяемости приобретает смысл возможности интерпретации всех частных распределений (подвыборок) как частных реализаций одной общей модели распределения, в которой определены возможные параметры отдельных групп и переменна только групповая структура отдельных выборок.

Понятие «модель» трактуется нами в самом широком смысле, как отображение свойств реального объекта на некоторое математическое описание (геометрический образ, функция, график и т.п.). Многие модели задают нам не только отображения объектов, но предполагают также определенные механизмы варьирования параметров. Например Гауссовская модель нормального распределения (*G*-модель) предполагает случайное варьирование признака под действием бесконечного многообразия модифицирующих условий, особенностей опыта («экофон») и внутренней среды индивидуума, его генетической обстановки («генофон»). Симпсоновская модель (*S*-модель) предусматривает активную генерацию изменчивости самим объектом; итоговое распределение—сумма двух независимых величин, определенных двумя независимыми генераторами случайных чисел.

Особый класс математических моделей составляют динамические модели, описывающие процессы, происходящие при развитии древостоя: дифференциация деревьев, отпад, формирование размножающейся части популяции и пр.

1.1. Дискретность, шаговая настройка физиологических реакций и морфологических структур. Генетическая регуляция, связанная с избирательной активностью генов

Традиционно реакции организма на изменения внешних условий мыслимы как плавные и однозначные функции параметров среды. Очевидно, однако, что они не таковы. Форма организма, его габитус меняются в соответствии с окружающими условиями не только за счет прямых «деформационных» модификаций, но и за счет выбора должного решения из индивидуального, популяционного или видового арсенала. На каждый внешний раздражитель организм держит в запасе, как правило, не один, а несколько возможных ответов. Выбор среди них определенной реакции зависит от состояния организма, от стечения обстоятельств или от случайности (Романовский, 1994). Нередко характер работы организма кардинально меняется в ответ на изменение интенсивности фактора, определяющего поведение. Нередко поведение определяется случайно избранным, но устойчиво сохраняемым, вариантом онтогенеза.

В море факторов, воздействующих на растительный организм, можно выделить немногочисленные наиболее важные группы. Это, прежде всего, свет, световой режим. Затем, химическая среда обитания корневых систем. Метеорологические факторы: температура воздушных и почвенных горизонтов, влажность: осадки, почвенная влага, влага воздуха. В качестве детерминант поведения огромное значение имеют градиенты факторов и скорость их изменения.

Считая все растительные наземные сообщества выходцами из океана, мы полагаем, что требования растений к химическому составу внешних жидких сред (почвенных растворов) примерно одинаковы. Различна только терпимость к отклонениям от этих общих оптимальных условий.

Системы реакций и структур, реализующих эти реакции, образуют некоторые упорядоченные множества. В большинстве случаев происходит шаговая настройка физиологических ответов организма: он как бы перестраивает свои намерения и перескакивает из одного состояния в другое, подбирая наилучший вариант ответа. Так же формируются морфологические структуры: организм выбирает один путь развития среди множества допустимых. Это особенно явственно у растений с их модульным, метамерным строением.

Выбор определенного типа строения для органа или в целом для организма происходит, как правило, необратимо и сужает возможности дальнейшего маневрирования. Выбор поведенческих норм, типов физиологических ответов, допускает значительную свободу и возможность неоднократного возврата к исходным позициям с переопределением состояний.

В принятии решения о выборе одного из множества дискретных вариантов реакций или структур, как правило, если не всегда, участвуют генетические механизмы. Именно возможности включения-выключения, частичного воспроизведения фрагментов генома определяют появление серий в состояниях организма. Особую роль играют повторы генетической информации. Они дают возможность последовательного усиления и ослабления величины признаков и силы ответов и возможность тонкой генетической регуляции (Романовский, 1994).

Параметры организма, метамера, пути морфогенеза или физиологического процесса могут перестраиваться постепенно, как, к примеру, в пределах избранного варианта температурной зависимости меняется интенсивность дыхания, или же скачкообразно, так как в ответ на изменения светового и температурного режима меристематические бугорки в почке дифференцируются то в листья, то в почечные чешуи. Шаговые перестройки вызываются включением или выключением частей генома в ходе суточных, сезонных, онтогенетических циклов, или под действием аperiодических стрессовых ситуаций, или вовсе независимо от внешних воздействий (ошибки онтогенеза и пр. — Астауров, 1974). Иллюстрации качественных перестроек общеизвестны (Шмальгаузен, 1964). А вот примеров дискретности количественных процессов и признаков не так много (Иогансен, 1933; Брюейкер, 1966; Гинзбург, 1984; Сапунов, 1985). Но скудность фактического материала не означает редкость шаговых перестроек количественных параметров, а скорее сложность выявления этих перестроек. Так, вероятно, сложно было бы выявить, измеряя параметры движения автомобиля, дискретность состояний коробки передач. Сочетание шаговых изменений передачи с плавной акселерацией двигателя и инерционными явлениями создает впечатление плавности движения автомашины.

В появлении дискретных состояний организма, безусловно, играют роль изменения конфигурации молекул белков, клеточных липидных мембран или других структур, отвечающие на перемены параметров среды их существования. Изменение конфигурации молекулы может временно сделать белок-фермент нетрудоспособным, или даже изменить направление его работы на противоположное (Воронин и др., 1995; Шноль, 1997; Воронин, 2006). Изменения фазового состояния

мембран в клетках проводящей флоэмы перестраивает макрохарактеристики ткани (Гамалей, 2004; Новицкая, 2008).

Однако фазовые переходы состояния мембран или молекул редко способны образовывать упорядоченные иерархические системы изменчивости количественных признаков, которые мы наблюдаем. Основная роль клеточных, мембранных и молекулярных трансформаций — в обеспечении стрессовых, сезонных и суточных изменений, в обеспечении экстренных блокировок определенных процессов. При этом отметим, что параметры внутренней среды, определяющие фазовые состояния молекулярных структур, как правило, контролируются перестройками экспрессируемых и подавляемых зон ядерного генома (Кулаева, 1995).

Приведем несколько примеров дискретного варьирования «признаков», легко объяснимые при допущении регуляции работы организма с участием его генома.

По базе данных Усольцева (2001) масса коры (т*га^{-1}) деревьев дуба как функция массы стволов в коре (т*га^{-1}) укладывается не в одну, а в две, а возможно, и в три, линейные последовательности (рис. 1.1.1). Очевидно, дискретность в этом случае связана не с ошибками измерений, маловероятно, чтобы разные авторы повторили одну и ту же ошибку. Вероятнее всего, дискретность участия коры в общей массе ствола определяется особенностями генома особей, доминирующих в популяциях, и попавших в число модельных деревьев. Не исключено, что в этом случае имеют значение и фазовые переходы конфигурации молекул ферментов, прогрессивно изменяющие с возрастом (ростом) работу пробкового камбия, однако они преломляются индивидуальными особенностями пороговых условий перехода от одного состояния к другому, зависимыми от генотипа особей. Например, условия начала или прекращения работы пробкового камбия (феллогена) у разных индивидуумов могут варьировать. Возможно, варьирует число перезакладок феллогена. В любом случае это происходит под контролем генома, и в зрелых возрастах деревьев (по наблюдениям Ю.А. Гопиуса в ~50-летних и более старых дубняках) мы наблюдаем дискретность вариантов толщины и, соответственно, массы коры.

Групповая изменчивость индивидуальной толщины грубой корки была описана нами в естественных порослевых клонах березы бородавчатой (Романовский, 1986). У *Betula pendula* Roth. выделяются группы — формы с разной толщиной корки (не менее трех) и с разной высотой ее поднятия по стволу (также не менее трех).

Доктор Е. Боробиц сообщает о варьировании габитуса вегетативных потомков одного дерева дуба черешчатого пирамидальной формы (Barabitz, XXX). Привитые ramety *Quercus robur* L. var. *fastigiata* Ktze. были высажены в 1896 г. В 1930-е гг. из F1 семенных потомков этого клона создана аллея. Е. Боробиц приводит таблицы и фотографии типичных потомков, характеризующие разброс форм. Наиболее «эстетичные» формы (рис. 1.1.2) имели диаметры кроны примерно 2, 4 и 6 м (шаг диаметра ~2 м). Высоты деревьев F1, семенных потомков клона: ширококолонновидные 20 м, колонновидные 22÷23 м и узкопирамидальные 28÷29 м. У всех деревьев крона начинается в 1,0–1,5 м от почвы. Особенности деревьев, в этом случае, безусловно связаны с варьированием их генотипа, обусловленным «расщеплением»

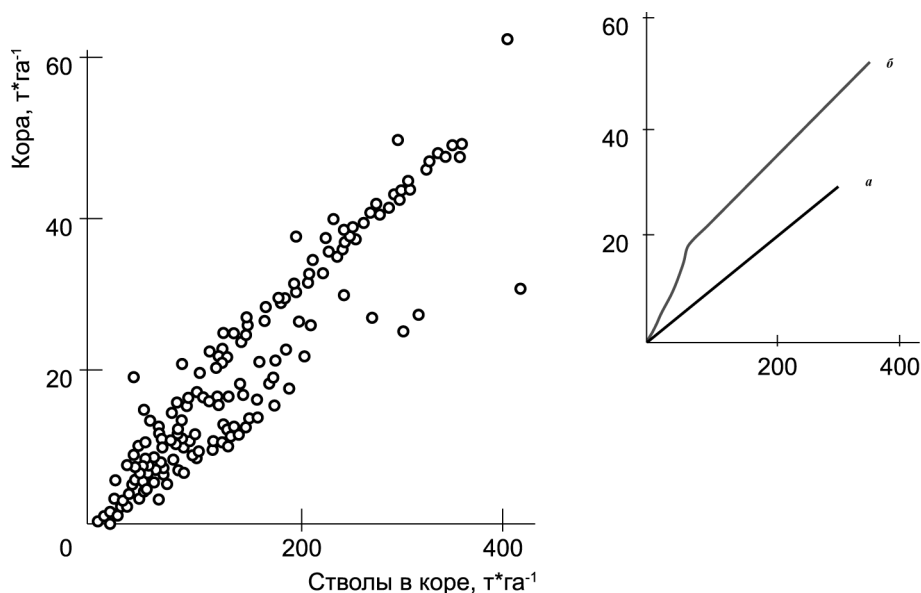


Рис. 1.1.1. Фитомасса стволов деревьев дуба черешчатого в коре и фитомасса стволовой коры. На схеме-выноске справа выделены 2 последовательности *a* и *б*, на которые распадается выборка (Усольцев, 2001).

признака пирамидальности при генеративном воспроизведении формы *fastigiata*. По всей видимости, изменчивость высот и габитуса в F1 дискретна и может быть задана тремя вариантами.

У сосны обыкновенной и ели европейской изменчивость габитуса в период дифференциации деревьев в насаждениях по классам роста описана В.С. Ипатовым (1968–1970). В дифференцирующихся древостоях постоянно фиксируются 3–4 группы деревьев, отличающихся толщиной ствола и коррелирующей с диаметром ствола шириной кроны.

Точки температурной зависимости для *Betula nana* L., которая аппроксимирована J. Ungerson и G. Scherdin как линейная функция температуры (рис. 1.1.3 а), укладываются в две, достаточно четко выраженные, последовательности (рис. 1.1.3б, в) (Ungerson, Scherdin, 1965). Учитывая результаты, полученные нами на дубе *Quercus robur* L. var. *tardiflora* Czern. (Романовский и др., 2008), температурную зависимость, описанную у *Betula nana* L., следует рассматривать как композицию двух кривых, являющихся частью сложной «многоступенчатой» функции температуры.

В широколиственных лесах на стационаре Санкт-Петербургского университета (ЛГУ) «Лес на Ворскле» аналогичные результаты получены Т.К. Горышиной для травяных растений. Температурные зависимости интенсивности дыхания весенних эфемероидов *Scilla sibirica* L. и *Corydalis halleri* Willd. достаточно четко укладывались в две отдельные совокупности точек. «... Точки группируются не по одной общей кривой, но явно располагаются в две группы, соответствующие разным этапам вегетации ... Таким образом, в сезонном ходе дыхания эфемероидов на температурную зависимость дыхания,

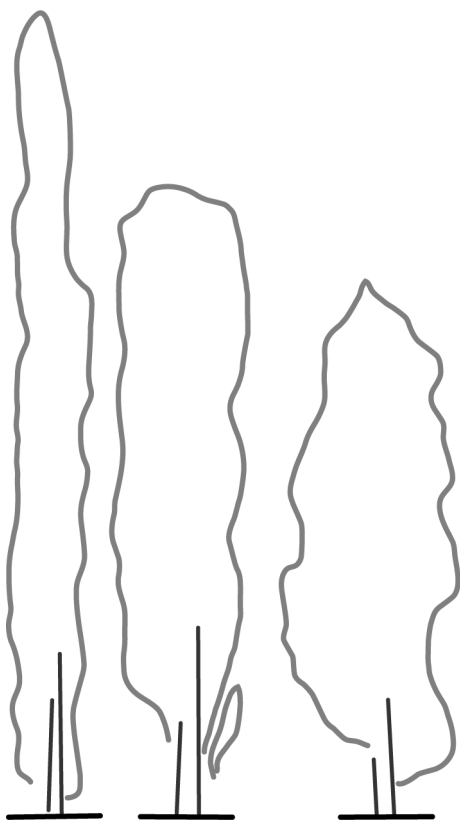


Рис. 1.1.2. Изменчивость габитуса в семье F1 40-летних семенных потомков клона пирамидального дуба *Quercus robur* L. var. *fastigiata* Ktze.

Прорисовка по фотографиям (Varabits). Три наиболее «эстетичные» формы имеют высоты: узкопирамидальная — 28,0 м, колонновидная — 22,5 м и широко колонновидная — 20,0 м. Диаметры ствола на высоте 0,5 м 22, 26 и 28 см, соответственно.

как биохимического процесса, накладывается эндогенное изменение дыхательной способности растений, связанное с ходом сезонного цикла развития» (Горышина, 1968). Переход от одного типа температурной зависимости к другому, скорее всего, определяется внутренней генетической регуляцией интенсивности дыхательного процесса.

Представления о том, как при генетической регуляции происходит выбор величины признака или типа факторной зависимости, мы проиллюстрируем на примере изменчивости «плато фотосинтеза» у ели европейской (Прохоров, Романовский, 1990).

Измерения фотосинтеза *Picea abies* (L.) Karst. были выполнены Е.В. Прохоровым в 1980–1985 гг. в Московской области на 20 деревьях в возрасте от 4 до 20 лет (4–8, 9–14, 15–20 лет). Получены морфометрические и газообменные характеристики более 300 побегов. Число замеров на одном побеге варьировало от 10–20 до 100–300. Интенсивность фотосинтеза определялась инфракрасным оптикоакустическим газоанализатором сравнения Инфролит-4 и ГИП-7М (СССР) по общепринятой методике (Polster, 1950; Larcher, 1969; Sestak et al., 1971). Побег экспонировали в камере открытого типа диаметром 35 мм. Длину камеры задавали на 40 мм больше длины побега. Забор воздуха шел через балластную емкость. Инструментальная погрешность определения разности концентраций CO_2 составляла 0,01%.

Основные ошибки измерений связаны с флуктуациями фоновой концентрации CO_2 (Baumgartner, 1969), колебаниями освещенности (Алексеев, 1975), температуры (Картушенко, 1976), угла падения света (Белл, 1980).

Одновременно с измерением интенсивности выделения CO_2 (Иванов, Коссович, 1932) фиксировали температуру воздуха в фотосинтетической камере и вне ее, освещенность (Шульгин, 1973), время экспозиции, время суток. Измерения выполняли с 8⁰⁰ до 12⁰⁰ ч. Наблюдения вели в кроне на интактных однолетних побегах, окончивших рост и сформировавших верхушечную почку, а также на срезанных ветвях. Освещенность побегов в кроне (Кайрюкштитс, 1967) подростка

определяли одновременно в точке взятия образца и на открытом пространстве (Хазанов, Цельникер, 1968; Цельникер, 1978).

Существенная особенность ели как объекта фотосинтетических исследований — ее чувствительность к тактильным раздражениям: при помещении побегов в фотосинтетическую камеру после прикосновения к ним приборы некоторое время регистрируют интенсивное дыхание и низкий фотосинтез. Поэтому начало регистрации измерений откладывали на 10–30 мин.

Кривые фотосинтеза строили (Картушенко, 1976) по результатам наблюдений не менее 3–10 дней, выполненных при разной освещенности и с учетом поправок на температуру. Предельная наблюдаемая производительность газообмена («плато световой кривой фотосинтеза», рис. 1.1.4) достигается при насыщающей освещенности, обычно после 9 ч (Цельникер, Малкина, 1994).

Изменчивость признака «плато фотосинтеза» описывали на основе групповой статистической модели, предложенной нами ранее (Романовский, 1988, 1994). По этой модели ряд изменчивости «линейных» количественных признаков образован серией групповых распределений перекрывающихся на половину области определения признака внутри одной группы или немного меньше. В свою очередь группы состоят из нескольких (не менее трех) подгрупп, на которые «разрешается» групповое распределение при достаточно высокой точности измерения и однородности условий роста.

На рис. 1.1.5 представлено распределение выборки побегов (хвоя первого года) по величине плато фотосинтеза. С точки зрения групповой модели изменчивости, в целом выборка рассматривается как объединение трех симпсоновских групп (Вентцель, 1969; Романовский, 1988, 1994), каждая из которых состоит из трех подгрупп.

Напомним читателю, что Симпсоновское распределение, Симпсоновская группа — треугольное распределение, в котором частоты изменяются линейно по мере удаления от модального среднего значения. Образ симпсоновского треугольника будет неоднократно встречаться в предлагаемых нами моделях, поэтому еще раз покажем, как мы представляем себе его возникновение. Две команды на определенную величину признака, поступающие из ядерного генома от аллельных генов и задающие эту величину (например, 1, 2 или 3), суммируются при реализации признака. Величина признака определяется суммой гомологичных вариантов команды (рис 1.1.6). При трех вариантах командного сигнала сумма примет значения от 2 (1 + 1) до 6 (3 + 3).

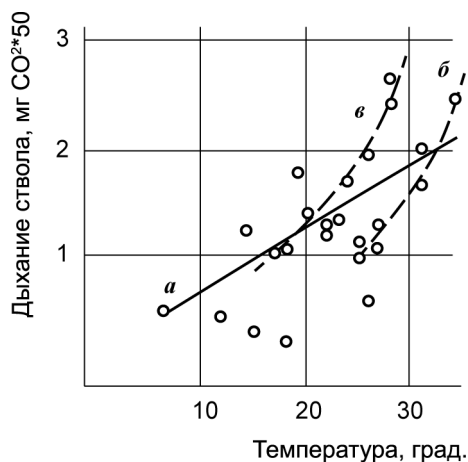


Рис. 1.1.3. Температурная зависимость дыхания ствола, $\text{мг CO}_2 \cdot 50 \text{ см}^{-2}$ *Betula nana* L.

а — линейная аппроксимация, предлагаемая авторами статьи.

б, в — две температурные кривые дыхания, выделяемые нами.

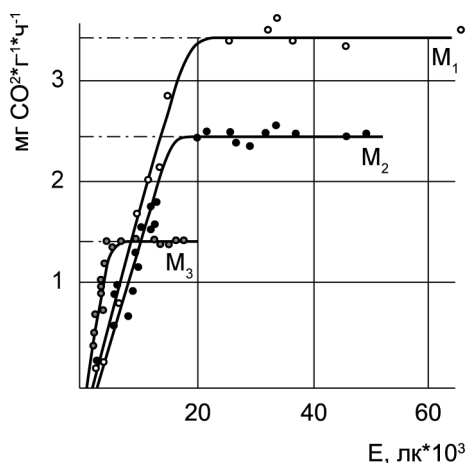


Рис. 1.1.4. Световые кривые фотосинтеза трех (1–3) побегов ели, выросших при разном затенении (Прохоров, Романовский, 1990).

При насыщающей освещенности (E) поглощение CO_2 (m) достигает одного из трех возможных плато (M_1 – M_3).

на рис. 1.1.6, таких затруднений не возникает.

Аллельная изменчивость гена обусловлена, как правило, встройкой одного или нескольких фрагментов, не затрагивающих функциональную часть гена, но изменяющих его массу и условия работы белкового продукта. После встройки (вырезки) фрагмента у гена, контролирующего молекулу белка-фермента, меняется активность фермента, его рабочий диапазон на шкале температуры, освещенности и т.п. (Левонтин, 1978; Вельков, 1982). Моделью варианты белкового продукта можно выразить в виде ряда натуральных чисел. Так, имея четыре типа (1–4) молекул и-РНК, поступающих от каждой из гомологичных хромосом, получим 7 вариантов суммарных программ построения белкового продукта, кодируемых в нашей модели цифрами от двух до восьми. Эти 7 вариантов образуют Симпсоновскую группу, из 7 подгрупп.

В случае побегов ели подгрупп три. В соответствии с тандемно-блочной моделью генетической детерминации подобных количественных признаков, групповая изменчивость вызывается варьированием числа последовательно считываемых блоков, подгрупповая — доменов в конечном блоке тандема (Gilbert, 1978; Хесин, 1984; Романовский, 1988). Для обеспечения наблюдаемого разнообразия фотосинтеза побегов, достаточно, чтобы число считываемых блоков варьировало от одного до двух (состояния 1a и 2a). Сочетание двух возможных состояний тандемов в паре хромосом-гомологов (1a1a, 1a2a, 2a2a) обеспечит три групповых состояния хвойного побега. Варьирование числа конечных элементов, считываемых в конечном блоке (0e, 1e), обусловит три подгрупповых состояния: 0e0e, 0e1e и 1e1e.

Амплитуда группового варьирования плато фотосинтеза у побега составляет $\sim 1 \text{ мг } \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ и значительно превосходит различия между смежными

Поиск молекулярно генетической системы, способной генерировать серии Симпсоновских групп, разрешаемых при более детальном исследовании на подгруппы, привел нас к тандемным повторам, как единственной молекулярной конструкции, отвечающей требованиям имитационной модели (Романовский, 1988, 1994).

Отдельно остановимся на иерархической организации системы тандемных повторов, как это показано на рис 1.1.6, — повторы элементов e_i внутри блока-домена и повторы доменов. Кажется, что не хуже будет работать модель с сочетанием варьирующего блока из серии элементов e_i и независимых амплифицированных доменов, локализованных в других локусах хромосомы, или в других хромосомах. Однако в этом случае мы сталкиваемся с затруднениями при объяснении систематически наблюдаемого половинного перекрытия смежных групп. В модели, предлагаемой

подгруппами. Переходы из подгруппы в подгруппу могут совершаться в течение одного дня неоднократно. Амплитуда варьирования плато у одного побега примерно соответствует размаху внутригрупповой изменчивости (рис. 1.1.5). Дифференцированный побег устойчиво сохраняет число задействованных генных блоков, сохраняет свою специализацию, меняя лишь число доменов, включаемых (экспрессируемых) в концевых блоках.

Число работающих блоков, по-видимому, определяется на стадии морфогенеза хвои. Можно представить себе, что в процессе развития побега и дифференциации его морфологических структур из исходной двухблочной цепочки вырезается или не вырезается один блок и в соответствии с этим выбирается тот или иной путь развития хвои. Такой процесс напоминает механизмы специализации лимфоцитов при созревании (Вельков, 1982; Robertson, 1983).

Сгруппировав побеги ели в соответствии с их освещенностью в кроне, мы (рис. 1.1.5) почти в чистом виде выделяем побеги первой и второй групп. Освещенность, очевидно, является сигнальным фактором, определяющим путь специализации побега (Smith, Longstreth, 1994). При освещенности 90–30% от полной все побеги ели относятся ко второй (1a2a) и третьей (2a2a) группам, средняя величина плато фотосинтеза — $2,6 \text{ мг CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (рис. 1.1.5 а). При освещенности 10–30% побеги первой (1a1a) и второй (1a2a) групп представлены примерно в равных соотношениях, средняя величина плато — $1,8 \text{ мг CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (рис. 1.1.5 б). И наконец, в зоне, где освещенность падает до 5–7% от полной, остаются только побеги первой (1a1a) группы; средняя величина плато — $1,4 \text{ мг CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$.

В процессе роста дерева затенение ветвей постепенно усиливается. Когда освещенность достигает некоторого критического уровня, новый побег избирает при дифференциации новую специализацию, новую групповую принадлежность. Может оказаться, что на одном стебле хвоя разных приростов относится к разным морфологическим типам. На световой кривой фотосинтеза такого «композитного»

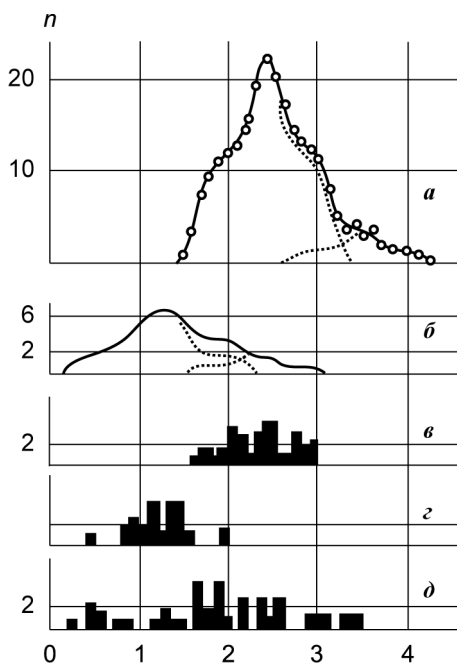


Рис. 1.1.5. Распределение побегов (n) по величине максимальной продуктивности фотосинтеза (m , $\text{мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) (Прохоров, Романовский, 1990).

а, б — сглажено: а — 250 световых побегов. Моделируется объединением двух симпсоновских групп, состоящих из трех подгрупп каждая. $\chi^2=8,5$ при $E(\chi^2)=22,3$; б — 90 теневых побегов. Объединение двух симпсоновских групп: $\chi^2=30,8$ при $E(\chi^2)=22,3$;

в–д — длительные наблюдения за побегом в условиях переменного освещения; в — световой побег, г — теневой побег, д — побег 5-летней ели, выросший при искусственном затенении до 0,7% от полной освещенности.

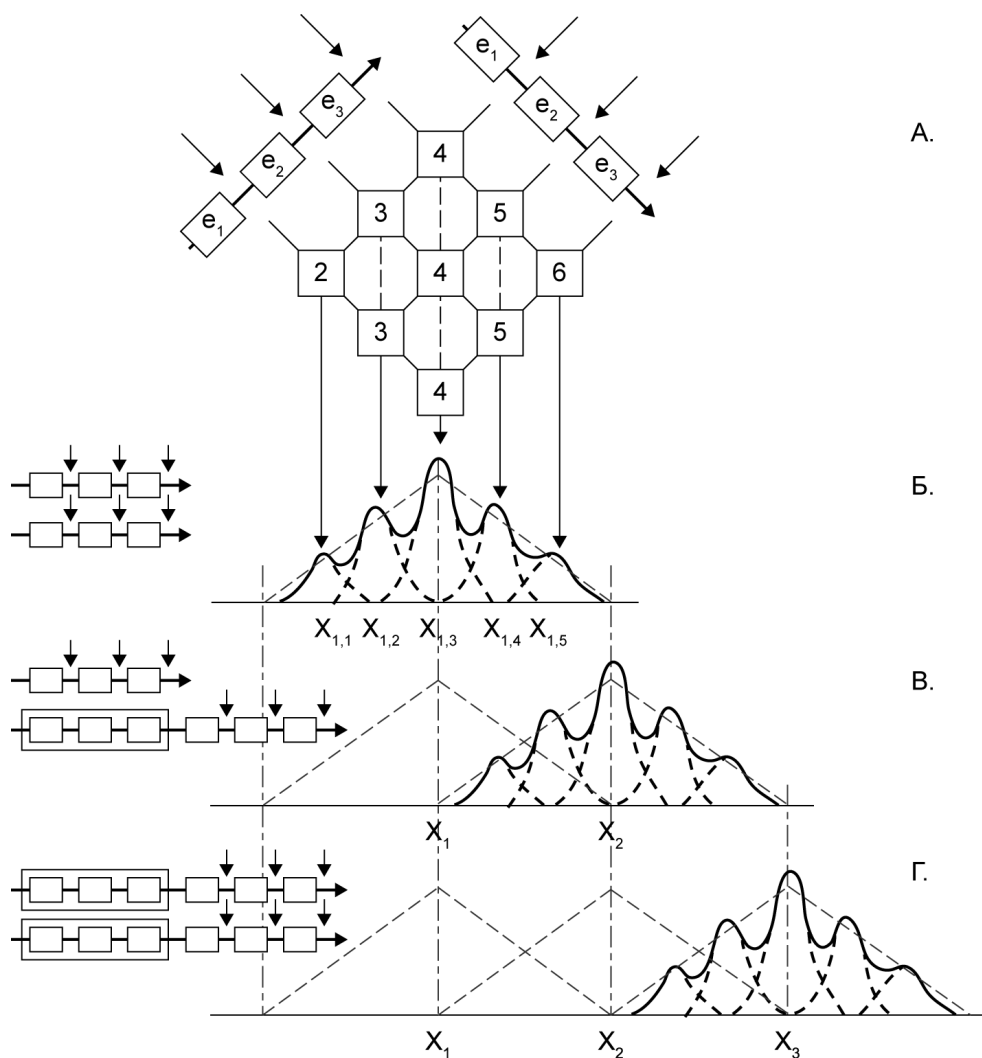


Рис. 1.1.6. Модель генетического генератора изменчивости «линейных» количественных признаков (Романовский, 1988, 1994).

а — генные блоки из трех повторяющихся элементов — доменов e_1 , e_2 , e_3 ; их последовательное считывание может прерываться в точках, указанных стрелками. Все три остановки равновероятны. Величина параметра x , контролируемого подобной генетической системой определяется числом элементов e_i , работающих в двух гомологичных блоках. Их суммарное число, возможное при независимом сочетании пунктов остановки в каждом из гомологов, обозначено цифрами на решетке.

б — распределение по x гомозигот с двумя варибельными блоками (по одному в каждой из гомологичных хромосом).

в — распределение по x гетерозигот, имеющих в одной из хромосом гомологов дополнительный не варьирующий блок.

г — распределение по x гомозигот, имеющих два дополнительных не варьирующих блока.

стебля появляется дополнительный перелом, кривая представлена тремя линейными участками (рис. 1.1.7).

Опыт искусственного затенения всей кроны длительностью 4 года (с 4 до 7 лет) показал, что при очень низкой освещенности (0,7% от полной) молодые растения способны образовывать хвою особого типа (Прохоров, Романовский, 1990). Она отличается значительно более широкой изменчивостью величины плато фотосинтеза (рис. 1.1.5, д). Такая хвоя не дифференцируется необратимо в соответствии с предложенной низкой освещенностью (тип 1a1a), но сохраняет способность к перестройкам фотосинтетического аппарата, связанным не только с включением-выключением концевых элементов в работающих доменах, но и с изменением общего числа задействованных доменов (1a1a и 1a2a). При увеличении освещенности срезанные ветви переходят к фотосинтезу по типу (1a1a + 1a2a). Вероятно, подобная изменчивость близка к исходному механизму регуляции фотосинтеза в недифференцированной ювенильной хвое сеянцев.

Снижение прироста у прививок и корнесобственного вегетативного потомства ели, пропорциональное возрасту маточных растений (Райт, 1978; Роне, 1980), возможно, связано именно со специализацией побегов материнского дерева по интенсивности фотосинтеза. К возрасту заготовки черенков побеги материнского дерева необратимо теряют способность к изменениям светового типа хвои. Укорененные черенковые саженцы потомки плюсового материнского дерева представляют собой смесь необратимо дифференцированных побегов; 1a1a, 1a2a и 2a2a. Процесс дифференциации хвои и ее фотосинтетического аппарата можно представить как утрату побегом тотипотентности и специализацию к условиям определенного светового яруса.

Дифференциация побегов по группам сопровождается перестройкой морфометрических показателей хвои (табл. 1). Дискретность морфофизиологических свойств побегов требует дифференцированного подхода к отбору и обобщению материала. Так, например, описанное (Фрей, Фрей, 1985) снижение параметров фотосинтеза при старении хвои в русле представлений о групповой изменчивости складывается из изменений, сопровождающих старение хвои одного типа, и изменений групповой структуры по типам хвои в исследуемых выборках побегов.

Особенности отдельных деревьев определяются, во-первых, набором возможных для данного дерева специализаций побегов, во-вторых, индивидуальным варьированием пороговых значений освещенности, обуславливающих путь специализации побега. Распределение особей ели по величине оценок плато фотосинтеза световой хвои (табл. 2) показывает,

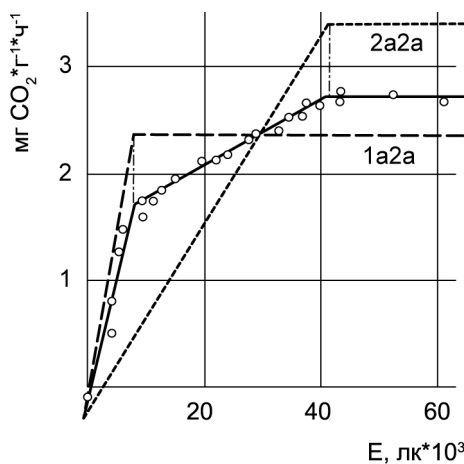


Рис. 1.1.7. Световая кривая фотосинтеза побега ели с хвоей 2-х типов (Прохоров, Романовский, 1990).

Экспериментальная кривая (точки) рассматривается как результат суммарной работы хвои типов 1a2a и 2a2a при соотношении масс хвои 1 : 2.

Таблица 1

Параметры хвои разных типов

Параметры	Тип хвои			
	1a1a	1a2a	2a2a	(1a1a, 1a2a)
Средняя величина плато фотосинтеза, $\text{мг CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	1,3	2,4	3,4	1,9
Средняя длина хвои, мм	$10,0 \pm 0,1$	$13,5 \pm 0,1$	$17,6 \pm 0,4$	$11,5 \pm 0,2$
Средняя сухая масса хвои, мг	$1,4 \pm 0,1$	$1,7 \pm 0,1$	$2,0 \pm 0,4$	$1,5 \pm 0,1$
Масса единицы длины, $\text{мг} \cdot \text{см}^{-1}$	$1,4 \pm 0,1$	$1,3 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,2$	$1,3 \pm 0,1$

что даже при полной освещенности не все деревья способны образовать хвою типа 2a2a. Преобладают ели, для которых тип хвои 1a2a является предельным состоянием.

Дальнейшие исследования, вероятно, обнаружат тонкое соответствие между набором допустимых групповых типов побегов и архитектурой кроны спелого дерева. Можно предполагать, например, что у елей гребенчатой формы из-за относительно высокой освещенности всех побегов в наборе возможных состояний отсутствует группа 1a1a.

Генетика естественной изменчивости фотосинтетической активности только начинает развиваться (Крамер, Козловский, 1983; Воронин, 2006). Наиболее подробно разработаны генетические причины явных аномалий дифференциации хлоропластов и их структур (Wellstein, 1967; Гостимский, 1986). Дешифровка генетических составляющих, скрытых за варьированием интенсивности фотосинтеза в природных условиях, на основе представлений о структурированном биологическом виде, о структурированной изменчивости позволяет подойти к исследованию индивидуального разнообразия.

Наша модель достаточно хорошо согласуется с данными опыта. Кратковременные шаговые изменения предельной фотосинтетической активности побегов (плато кривой фотосинтеза) ели *Picea abies* (L.) Karst., повидимому, связаны с репрессией — активацией концевых элементов в двух генных блоках-гомологах и выражены

Таблица 2

Распределение 20 особей ели и их групповые параметры по грациям плато фотосинтеза световой хвои

Параметры	Плато фотосинтеза, $\text{мг CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$								
	1,50	1,75	2,00	2,25	2,50	2,75	3,00	3,25	3,50
Число деревьев, шт.	1	0	2	3	6	4	1	0	3
Генотип дерева	1a1a		1a2a				2a2a		
Частота, %	5 ± 5		80 ± 9				15 ± 8		
Возможные типы хвои	1a1a		1a1a, 1a2a				1a1a, 1a2a, 2a2a		

Примечание. На ювенильной и виргинильной стадиях развития возможен тип хвои, способной изменять число работающих генных блоков не только в онтогенезе и морфогенезе побега, но и в ответ на текущие перемены условий освещения.

в варьировании фотосинтезирующего аппарата по трем состояниям (0е, 1е и 2е). Длительные перестройки происходят во время морфогенеза хвои и связываются с подавлением (утратой) одного из двух генных блоков: число активных блоков в паре гомологичных хромосом (2а, 3а или 4а) определяет путь развития хвои. Наряду с особями имеющими полный набор амплифицированных доменов (2а2а), в популяции присутствуют особи, лишенные одного или двух доменов (1а2а) и (1а1а) и неспособные по этой причине отвечать на увеличение освещенности адекватным ростом производительности фотосинтеза.

В низкобонитетных условиях особи с ограниченной продуктивностью оказываются более приспособленными, чем высокопродуктивные (рис. 1.1.8). Обслуживание вспомогательных тканей и органов у высокопроизводительных особей требует больших затрат энергии, чем у низкопроизводительных. На фоне изменяющихся условий все внутривидовое разнообразие форм находит свои экологические ниши.

Существуя как сложная, многомерная, поливариантная система вид способен приспособливается к широкому спектру внешних условий, как наличных, так и вновь возникающих. Представление о виде как системе создает новые возможности исследования структуры популяций (Dobzhanky, 1951; Синнот, 1963; Вавилов, 1967; Шварц, 1974; Филипченко, 1978), но в то же время уводят нас в область новых непривычных статистических подходов и оценок.

1.2. Особенности статистики политипических биологических объектов

Характеризуя варьирование параметров биологических систем: популяций, индивидуумов, метамеров, их состояний и функций, мы пользуемся представлениями о случайной изменчивости. Самый распространенный прием описания изменчивости биологических объектов, — построение распределения элементов объекта по классам величины исследуемого параметра: частота P выступает как функция параметра X , признака X . Патентованный графический образ изменчивости объекта (для выборки, состоящей из N элементов) — Гауссовское нормальное распределение элементов $G(X) \approx P(X) = n(X):N$ по классам выборки (в пределах одного класса величину X считаем неизменной и равной срединному

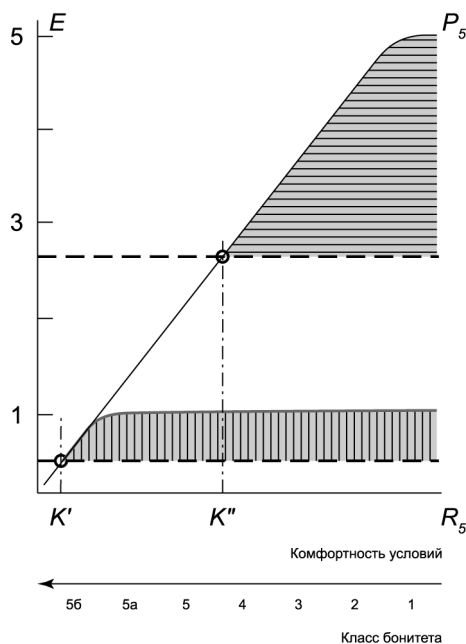


Рис. 1.1.8. Схема энергетического баланса (E) особей 1 и 5 с потенциальной продуктивностью (P_1 и P_5) и минимальными затратами первичных продуктов на обеспечение «производства» (R_1 и R_5). В дискомфортных условиях ($K' \div K''$) высокопродуктивные особи не могут долго существовать. Их затраты R_5 превышают прибыль, снижающуюся в соответствии с классами бонитета.

значению X в классе). Здесь $P(X)$ — частота значений X , $n(X)$ — число элементов в заданном классе X .

Нормальное распределение $G(X)$ — представляет предельный результат увеличения числа независимых случайных слагаемых, влияющих на величину параметра X . Выразив нормальное распределение функцией $G(X) \approx P(X)$, мы можем отказаться от разбиения величины X на классы и рассматривать «гладкую» функцию Гауссовского распределения; $\int G(X) = 1$.

К.Ф. Гаусс разрабатывал аппарат функции $G(X)$ для случайно варьирующих величин, для ошибок измерений. У изменчивости биологических объектов мало общего со случайностью (Романовский, 1994). Закономерные изменения формы, размеров и реакций лишь имитируют случайные события.

Введение В.А. Струнниковым (1988) понятия «третьей» реализационной изменчивости, имитирующей случайную компоненту, но обусловленной строго определенными генетическими процессами, мы рассматриваем как принципиальное гносеологическое достижение. Вместо «броуновского» хаотического варьирования появляется изменчивость, продиктованная внутренними закономерностями строения генома, организма, структуры популяции, вида.

Классическая формула представляет наблюдаемую изменчивость в виде:

$$\sigma_{ph}^2 = \sigma_e^2 + \sigma_g^2 \quad (1)$$

С учетом реализационной составляющей (1) приобретает вид:

$$\sigma_{ph}^2 = \sigma_e^2 + \sigma_r^2 + \sigma_g^2 \quad (2)$$

где:

σ_{ph}^2 — общая фенотипическая изменчивость признака, выраженная дисперсией признака внутри выборки, представляющей популяцию или вид в целом ($\sigma_p^2 = \sigma_{ph}^2$) (Роне, 1980);

σ_e^2 — экологическая компонента изменчивости;

σ_r^2 — реализационная составляющая;

σ_g^2 — генотипическая изменчивость, создаваемая разнообразием генотипов в выборке.

Естественный образ изменчивости генетически однородных элементов, исполненных по одной генетической программе ($\sigma_g^2 = 0$), по существу повторов одного объекта, клона, разнообразие которых, в отсутствии экологической компоненты изменчивости признака ($\sigma_e^2 \approx 0$), определяется одной только реализационной составляющей, — Симпсоновское треугольное распределение. «Закон треугольника» возникает при сложении двух независимых случайных величин с равновероятными распределениями (Вентцель, 1969). Он соответствует суммированию информации, содержащейся в двух гомологичных хромосомах, в которых продублированы локусы, ответственные за величину признака.

Практически одновременная реализация условий $\sigma_g^2 = 0$ и $\sigma_e^2 \approx 0$ легко достижима в растениеводстве. Её в достаточной мере обеспечивает клонирование и размножение древесных растений на не слишком тщательно выровненном

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Глава 1. Вопросы методологии и методики анализа	6
1.1. Дискретность, шаговая настройка физиологических реакций и морфологических структур. Генетическая регуляция, связанная с избирательной активностью генов	10
1.2. Особенности статистики политипических биологических объектов	21
1.3. Анализ взаимосвязанных признаков и политипических факторных зависимостей	29
Глава 2. Поливариантность величин и зависимостей	37
2.1. Дискретность параметров морфологической структуры деревьев ...	37
2.1.1. Лист. Листовой полог древостоя	37
2.1.2. Побеги. Формирование кроны	50
2.1.3. Габитуальные формы. Онтогенез. Конкуренция	56
2.1.4. Ствол (стебель). Годичные слои. Макроструктура	74
2.1.5. Корневые системы	92
2.1.6. Генеративная сфера	94
2.2. Поливариантность ответов на раздражение	102
2.2.1. Фотосинтез	103
2.2.2. Восходящий и нисходящий транспорт. Запасы	115
2.2.3. Дыхание и температура	133
2.2.4. Поглощение почвенной влаги	147
2.2.5. Длительность вегетации	159
2.2.6. Воспроизводство и защита генома	172
Глава 3. Адаптация популяций и видообразование	181
Заключение	195
Список литературы	197