

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

РОСТОВА

Наталья Семеновна

**СТРУКТУРА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОРРЕЛЯЦИЙ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ**

Специальность 03.00.05 - "Ботаника"

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург

2000

Работа выполнена в лаборатории высших растений Биологического научно-исследовательского института Санкт-Петербургского государственного университета

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор В.И.Василевич
доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. РАСХН В.А.Драгавцев
доктор биологических наук, профессор М.Г.Пименов

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Защита диссертации состоится 2 ноября 2000 г. в 15³⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 063.57.20 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук в Санкт-Петербургском государственном университете по адресу: 199034, г.Санкт-Петербург, Университетская наб.7/9, биолого-почвенный факультет, кафедра ботаники, аудитория N 1 (факс: (812)-328-9703).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке им.А.М.Горького Санкт-Петербургского государственного университета.

Автореферат разослан "....."..... 2000 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

В.Н.Никитина

Актуальность темы. Общая концепция целостности живых систем (Шмальгаузен, 1938; Waddington, 1957) получила конкретное развитие в исследованиях корреляций между морфологическими признаками в индивидуальной изменчивости - корреляционные плеяды П.В.Терентьева (1931-1960), концепция морфологической интеграции Olson E.C., Miller R.L. (1958). Развитие математического аппарата и компьютерной техники привело к широкому распространению анализа взаимосвязей и, как следствие - к необходимости исследования степени их стабильности. Выявление и количественная оценка различий между корреляциями в разных видах изменчивости (индивидуальной и межгрупповой; фено- и генотипической), а также у объектов разной степени родства, в разных условиях среды имеет важное значение как для эволюционной теории, так и для популяционно-экологических исследований.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы было сравнительное исследование корреляций, выявление основных закономерностей их изменений. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Разработать приемы сравнения множества корреляционных матриц и их частей с количественной оценкой степени сходства (различия).
2. Исследовать изменчивость системы взаимосвязей и отдельных корреляций в контролируемых условиях.
3. Сравнить системы взаимосвязей в естественных популяциях из разных регионов и местообитаний.
4. Сравнить систему корреляций и степень ее изменчивости у разных объектов (культурных форм, близких видов).
5. Сравнить систему корреляций в разных видах изменчивости.
6. Сравнить степень изменчивости корреляций у разных признаков.
7. Сопоставить различия по средним значениям, размаху варьирования и выявленные изменения системы взаимосвязей.

Защищаемые положения.

1. Преобразования системы взаимосвязей при воздействии внешних факторов и/или генотипических изменений самих организмов носят закономерный и комплексный характер. Они проявляются как в повышении (или понижении) общей интегрированности (силы связей), так и в изменениях структуры связей (перегруппировке корреляционных плеяд).
2. Ведущую роль в преобразованиях системы взаимосвязей играют изменения размаха варьирования соответствующих признаков.
3. В неблагоприятных условиях повышается размах варьирования и уровень взаимосвязей у большинства признаков. Изменчивость "избыточных" (слабо детерминированных) структур при этом приобретает более случайный, определяемый преимущественно экзогенными факторами, характер. У наиболее автономных и стабилизированных признаков изменчивость минимизируется, а степень их зависимости от остальных остается неизменной или еще более понижается.
4. Пластичность системы взаимосвязей является дополнительным буферным механизмом, обеспечивающим существование популяции в меняющихся условиях среды; она более выражена у эврибионтных форм.
5. Повышение давления отбора (селекция у культурных форм; эволюция в направлении узкой специализации) ведет к формированию более жесткой системы

взаимосвязей, изменения которой при внешних воздействиях ограничиваются колебаниями уровня связей при относительно стабильной их структуре.

Научная новизна работы. Разработан эвристический подход к сравнению корреляционных матриц и их частей, основанный на приемах многомерного анализа и позволяющий получить ординацию матриц по их сходству, количественную оценку сходства по структуре связей и уровню интегрированности. С применением этих методов проведен сравнительный анализ матриц корреляции морфологических признаков, полученных для разных сортов культурных растений (из 5 родов) и в популяциях близких видов (из 12 родов) в разных географических точках и экотопах, а также в условиях эксперимента. Обнаружено соответствие между масштабами различий самих объектов и изменениями системы взаимосвязей.

Применено сопоставление относительной изменчивости и детерминированности отдельных признаков и изменений этих характеристик под влиянием внешних воздействий. При анализе внутривидового варьирования морфологических признаков это дало возможность оценивать относительную роль эндо- и экзогенных факторов в их изменчивости и, соответственно - степень их адаптивной и таксономической значимости.

Проведено сравнение матриц корреляции, полученных для метамерной и индивидуальной, индивидуальной и межгрупповой изменчивости, варьирования дефинитивных значений признаков и тех же признаков в динамике, которое выявило значительные различия взаимосвязей в изменчивости разной природы, превышающее аналогичные различия между близкими объектами и вызванные внешними воздействиями.

Основные результаты исследования, полученные для морфологических признаков побега, подтверждены при анализе изменчивости анатомических признаков листа форм *Helianthus annuus* и видов *Ranunculus*, биохимических характеристик плодов культурных и дикорастущих форм *Malus*, *Grossularia*, *Prunus* и др.

Практическая значимость работы. Изменения силы связей между морфологическими признаками в популяциях могут служить индикатором неблагоприятных внешних воздействий, в том числе - антропогенных. При исследовании в изменяющихся условиях высокая пластичность структуры взаимосвязей является показателем широкой адаптивности - в противовес более жесткой и стабильной системе корреляций. Такие различия можно использовать в качестве дополнительного критерия в селекции.

Сопоставление изменчивости и детерминированности признаков позволяет отбирать наиболее информативные для исследования таксономических или экологических различий.

Разработанные в работе приемы анализа и полученные результаты используются в лекционных курсах, читаемых на биолого-почвенном факультете СПбГУ.

Апробация работы. Результаты исследования докладывались на симпозиуме памяти П.В.Терентьева, организованном Московским, Ленинградским и Эстонским обществами естествоиспытателей (Москва, 1978), Всесоюзном симпозиуме "Эволюционная теория и проблема "Человек - природа" (Тарту, 1978), на III Всесоюзном совещании "Вид и его продуктивность в ареале" (Вильнюс, 1980), Всесоюзном симпозиуме "Микро- и макроэволюция" (Тарту, 1980), Всесоюзном

симпозиуме "Методологические проблемы эволюционной теории (Тарту, 1984), I Всесоюзной конференции по проблемам эволюции (Москва, 1985), III, IV Всесоюзных совещаниях по фенетике природных популяций (Саратов, 1985; Борок, 1990), I, II Всесоюзном совещании по экологической анатомии растений (Ташкент, 1987; Владивосток, 1990), Международном симпозиуме "Towards a new synthesis in evolutionary biology (Прага, 1987), Всесоюзном совещании "Экология популяций" (Новосибирск, 1988), Международном симпозиуме "Evolutional Biology - theory and practice" (Пльзень, 1988), I Всесоюзном радиобиологическом съезде (Москва, 1989), Всесоюзной конференции по прикладной радиобиологии растений (Чернигов, 1990), Всесоюзной школе "Проблемы устойчивости биологических систем" (Севастополь, 1990), VI Международном совещании по проекту "Species and its productivity in the distribution area" (UNESCO programme "Man and biosphere; St.Petersburg, 1993), совместном заседании Санкт-Петербургского Общества Естествоиспытателей и методологического семинара Всероссийского института растениеводства им.Н.И.Вавилова (Санкт-Петербург, 1994), Международном совещании "Новые методы исследования природных популяций" (Москва, 1995), Международной конференции "Sustainable development: System analysis in ecology" (Севастополь, 1996), Международной конференции по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 1997), IV Всероссийском популяционном семинаре «Онтогенез и популяция (Москва, 2000).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 42 работы (из них 14 - тезисы, 1 монография - в печати).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов. Она изложена на 388 страницах машинописного текста. Список цитируемой литературы насчитывает 353 наименования, в том числе 139 - на иностранных языках. Работа иллюстрирована 91 рисунком и 61 таблицей.

Глава 1 МЕТОДЫ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА СИСТЕМЫ СВЯЗЕЙ

Для современного периода развития методов корреляционного анализа характерно усложнение решаемых с его помощью проблем. Наряду с детальным изучением структуры взаимосвязей одного определенного объекта (в конкретных условиях и на одной выборке) все чаще появляются работы, в которых сопоставляются корреляции у разных объектов, в разных условиях. Актуальны и проблемы разложения взаимосвязей на компоненты, соответствующие генетическим механизмам и реакции на внешние воздействия (генотипическая и средовая), оценки сходства фенотипических и генетических корреляций.

В связи с обнаружением различий между корреляционными матрицами, возникла необходимость изучения и анализа такого варьирования, разработки соответствующих методов сравнения.

1.1 История развития проблемы

Развитие сравнительного анализа корреляционных матриц можно представить в виде двух основных направлений: в работах англо-американских и отечественных биологов.

Продолжателями исследований зоологов E.Olsen, R.Miller (1958), развивающими теоретическую основу и методические аспекты проблемы морфологической интеграции являются американский генетик W.R.Atchley и антрополог J. M.Cheverud с коллегами и последователями (Atchley, 1983, 1984;

Atchley, and Hall. 1991; Atchley et al., 1980, 1984a, 1984b, 1985a, 1985b; Cheverud, 1979-1995; Cheverud, and Leamy, 1985; Kohn, and Atchley, 1988; Lande, 1976a, 1976b и др.). В центре внимания этих исследователей находятся изучение корреляций с позиций холистических представлений об индивидуальной и эволюционной изменчивости, оценка генетической компоненты ковариационных и корреляционных матриц и их сравнение с фенотипическими, средовыми. Так в работах R.Lande (1979, 1980) предложена теория многомерной эволюции, построенная, в частности, на предположении о том, что генетическая матрица ковариации константна, т.е. идентична в исходной и производной популяциях. J.Cheverud (1988) считает возможным в тех случаях, когда генетические данные недоступны (палеонтологические исследования, редкие виды и пр.), использовать для приблизительного суждения фенотипические корреляции.

В работах этой группы авторов применяются довольно разнообразные методы количественного измерения и статистической оценки различий между корреляционными матрицами (в том числе эмпирические матрицы сравниваются с гипотетическими - Zelditch, 1988; Zelditch and oth., 1989, 1990; Kingsolver, Wiernasz, 1991). Наиболее часто применяется в работах исследователей этого направления "тест Мантеля" (Mantel, 1967; Smouse et al., 1986). Предлагается также использовать как показатель силы связей "индекс интеграции" (квадрат среднего собственного вектора матрицы; Leamy, 1977; Leamy, Cheverud, 1984), а для сравнения использовать не исходные матрицы, а только первый собственный вектор (Kohn, Atchley, 1988), все полученные главные компоненты (Arnold, 1981), применять разные (коэффициент Браве-Пирсона или ранговые) коэффициенты корреляции для измерения сходства между матрицами (Cheverud, 1982, 1988с; Kohn, Atchley, 1988) и сочетания разных оценок (Jernigan and oth., 1994; Lofsvold, 1986). Критика как общего подхода к анализу, так и соответствия использованных данных поставленной задаче была высказана в публикациях В.Manly, J.Rayner (1987) и J.H.Willis et al.(1991). R.Shaw (1992) настаивает на рассмотрении не только формально ограниченной альтернативы: сходны или нет некоторые сравниваемые матрицы ковариации (или корреляции), но и более подробного анализа, включающего также решение, связи каких именно признаков ответственны за "несходство". Со своей стороны D.Cowley, W.Atchley (1992) считают необходимым рассматривать разнообразие гипотез, которые могут быть сформулированы и исследованы. К сожалению, насколько можно судить по опубликованным работам, реального применения высказанных пожеланий пока не продемонстрировано.

Идеи П.В.Терентьева (1929-1960), сформулировавшего и развивавшего представления о корреляционных плеядах, оказали серьезное влияние на работы преимущественно отечественных исследователей. Это влияние выражается в более подробном анализе исследуемых и сравниваемых матриц, в стремлении выявить конкретные изменения в них.

Примером работ, в которых проведен наиболее подробный сравнительный анализ корреляционных матриц, являются исследования В.М.Шмидта на видах и формах зубчаток (1963), Р.Л.Берг и Л.Д.Колосовой на видах вероник (Berg, 1960; Берг, Колосова, 1971; Колосова, 1971а, 1971б, 1973), Э.Х.Гинзбурга и Е.Я.Мирошниченко на луговом мятлике (1978). Авторы этих исследований не применяли каких-либо специальных методов оценки обнаруженных различий, отмечая наиболее общие тенденции изменений.

Значительно раньше других приемов сравнительного анализа корреляционных структур был предложен коэффициент дивергенции корреляций - КДК. (Шмидт, 1964; Александрова, Кузнецов, 1972; Аристархова, Иванюкович, 1976; Иванюкович, Аристархова, 1978; Маавара, 1983). Подход, основанный на графическом сопоставлении нагрузок признаков по первой главной компоненте, выдвинут В.Л.Андреевым (Андреев, Решетников, 1978; Андреев, 1980). Несколько иной подход к проблеме изучения взаимосвязей и их сравнительного анализа - на основе получения обобщенных многомерных показателей ковариации и корреляции предложил Л.А.Животовский (1980, 1984).

1.2 Эвристический подход к проблеме

Сравнение нескольких корреляционных матриц осложняется одновременно и многомерностью сравниваемых объектов (матриц), и их множественностью. Проблемы статистической характеристики выборочных многомерных распределений весьма сложны и не разработаны полностью даже теоретически, не говоря уже об отсутствии рекомендаций для работ прикладного характера. Некоторое теоретическое обоснование имеется для многомерного распределения случайной корреляционной матрицы (с взаимнонезависимыми столбцами; Wishart, 1928, 1948; Кендалл, Стюарт, 1976). Применение к сравнению полных матриц приемов, разработанных для оценки и сравнения отдельных выборочных коэффициентов корреляции, приводит к искажению оценок значимости различий (Rice, 1989). Таким образом, строгое применение в сравнениях корреляционных матриц аппарата проверки статистических гипотез наталкивается на ряд серьезных трудностей как формального, так и принципиального характера.

Ранее предложенные способы сравнения матриц корреляции не могут считаться удовлетворительными, т.к. они либо дают слишком грубую оценку, либо технически неудобны и пригодны для ограниченного круга задач. Некоторые методы, позволяя с большей или меньшей степенью обоснованности оценить вероятность случайности различий между двумя матрицами, не дают количественной меры этих различий.

Исходя из всех этих соображений было решено использовать некоторые приемы из области количественной классификации. При сравнительном анализе корреляционных матриц особенно важное значение приобретает отдельная оценка степени изменений общего уровня и преобразования структуры связей. Общее повышение или понижение уровня взаимосвязей и перестройка состава плеяд, их распадение и создание новых - различия совершенно разного порядка.

Представление о матрицах корреляции как о многомерных объектах мы считаем особенно важным. Их сравнение не следует сводить к рассмотрению варьирования отдельных коэффициентов, т. к. составляющие матрицу коэффициенты корреляции не являются независимыми величинами и изменения одной из связей не могут не отражаться на других, по крайней мере - для определенного элемента системы (признака). Можно было бы рассматривать в качестве относительно независимой части матрицы внутриплеядные связи, однако состав плеяды не всегда четко определен и варьирует в разных матрицах. В то же время для исследования важно не просто формальное установление степени различия между корреляционными матрицами, а и выяснение, за счет каких именно изменений в системе связей оно возникает. Технически наиболее просто использовать для этого сравнительный анализ отдельных строк (столбцов) матрицы, т.е.

оценивать "вклад" конкретных признаков в общее различие матриц. Интерпретация получаемых результатов становится еще более содержательной, если степень различия корреляций определенного признака сопоставить с изменениями его средних значений и размаха варьирования в соответствующих выборках.

На основании этих общих предположений было предложено (Ростова, 1980а, 1985а, 1999а) при сравнении матриц корреляции применять отдельную оценку различий по уровню и по структуре связей. Для оценки среднего уровня связей используется коэффициент детерминации (квадрат коэффициента корреляции - r^2 ; Wright, 1920, 1921, 1923), усредненный по всей матрице (R^2_m) или по отдельным признакам (R^2_{ch}). Показателем сходства матриц по структуре является коэффициент корреляции между z-преобразованными матрицами (r_z). Z-преобразование Р. Фишера вводится для приближения распределения коэффициентов корреляции к нормальному. Оба показателя могут быть вычислены как для полной матрицы, так и для отдельных признаков - соответственно по столбцам матриц.

Если одновременно сравнивается структура связей во многих выборках (матрицах), их ординация может быть получена с помощью метода главных компонент (по матрице r_z). При этом первая главная компонента интерпретируется как "фактор общности (или - сходства) матриц" и соответствующая ей доля дисперсии является обобщенным показателем степени сходства всех сравниваемых матриц. Как будет показано при изложении результатов исследований, степень сходства (общности) матриц выражается довольно высокой величиной (от 50-60 до 90% и более). Вторая компонента отражает различия между матрицами по структуре связей.

Для выявления конкретных различий в матрицах после их ординации используется графическое изображение системы связей в виде "сечений корреляционного цилиндра" ("корреляционные кольца") с некоторой модификацией, заключающейся в изображении связей разной силы линиями разной толщины, а отрицательных корреляций - соответствующими пунктирными линиями. Более детальное изображение представляют дополненные графы связей, которые строятся на основе максимального корреляционного пути (Вельдре, 1964; Выханду, 1964; то же самое что Minimum Spanning Tree). В получаемом при этом изображении сила каждой связи обозначается и толщиной соответствующей линии, соединяющей признаки, и примерной пропорциональностью длины этой линии величине $d = 1 - |r|$.

На заключительном этапе анализа мы также проводили сопоставление степени детерминированности отдельных признаков, ее изменчивости и стабильности структуры их корреляций. Таким образом оказалось возможным выявить специфику изменчивости отдельных признаков и их групп, степень пластичности их связей.

При большом числе сравниваемых матриц и нечеткой их группировке выявлению тенденций изменения помогает анализ усредненных матриц для групп выборок (средняя матрица вычисляется по z-преобразованным значениям). Усреднение матриц применялось и в тех случаях, когда небольшой объем отдельных выборок не позволял считать достаточно надежными результаты, полученные по ним.

Глава 2 **КОРРЕЛЯЦИИ У КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ**

Исследования корреляций признаков продуктивности, а также некоторых морфологических характеристик у культурных растений довольно многочисленны. Однако лишь в немногих из них приводятся данные, которые позволили бы дать оценку указанным в публикациях различиям: как правило, авторы приводят лишь значения отдельных коэффициентов корреляции или частей корреляционных матриц. В большинстве случаев авторы не объясняют, вычислены корреляции по отдельным сортам, по средним для сортов значениям или по объединенным (суммарным) данным.

2.1 Изменчивость корреляций у некоторых культурных растений

Описание некоторых различий в корреляциях морфологических признаков и компонентов продуктивности у пшеницы приведено в работах И.Ю.Горбатенко (1979, 1982). Ю.Б.Коновалова с соавторами (Коновалов, Власенко, 1981; Коновалов и др., 1982) Ю.Л.Гужова (Гужов, 1982; Гужов, Комар, 1982; Гужов, Малюженец, 1981; Гужов, Шуман, 1981) А.П.Сизикова (1981а,б, 1982а,б), В.А.Драгавцева с соавторами (1984), А.В.Абакуменко (1987). Исследование Л.Г.Хайченко (1986) посвящено корреляциям у 16 сортов озимой пшеницы на протяжении двух лет исследования, различающихся по погодным условиям. Из анализа данных следует, что так же как и в предыдущем случае, особенности структуры связей и их изменения отражают специфику соответствующих генотипов и условий сезона; изменения связаны с перераспределением вкладов главного и дополнительных побегов в общую продуктивность растений. Н.В.Лазаревич (1986) рассматривает корреляции в индивидуальной изменчивости трех сортов и двух сортообразцов озимой пшеницы. Полученные пять матриц по всем восьми исследованным признакам довольно сходны (86%), но структура связей высоты растений, числа колосков и длины колоса изменяется значительно (от 48 до 75% сходства), а числа побегов, числа и массы зерен с растения практически стабильна. И.А.Нурпеисов и Р.А.Уразалиев (1986) рассматривают корреляции между морозостойкостью и хозяйственно ценными признаками у сортов и гибридов озимой пшеницы. Уровень связей несколько выше у гибридов первого поколения, а структура связей морозостойкости у них сильнее изменяется по годам, чем у сортов. В работе А.В.Абакуменко (1987) исследованы корреляции в межсортовой изменчивости у низкорослых озимых пшениц (5 сезонов). Довольно сильно изменяется по сезонам характер корреляций с остальными признаками слабо детерминированного признака - массы 1000 зерен. Корреляции между семьями в потомствах от разных гибридных комбинаций и беккроссов у короткостебельной озимой ржи при отборе на устойчивость к мучнистой росе и полеганию рассматривает В.В.Скорик (1988).

Т.С.Фадеева с соавторами (Фадеева, Валиев, 1979; Фадеева и др., 1981) описывают корреляции у разных линий ячменя, а польские исследователи С.Барбацкий с соавторами (Barbacki et al., 1978) исследовали корреляции признаков продуктивности у гибридов ячменя. И.Бургазова (1984) у гибридов ячменя исследовала фено- и генотипические корреляции между содержанием белка и некоторыми морфологическими признаками. И.Ю.Смирнов (1997) сравнивал корреляции по признакам плодов у сладкого перца, В.П.Диденко с соавторами (1981) у групп образцов мировой коллекции арбуза. А.Ф. Бобер и Л.К. Тараканенко (1979) у гречихи в разные годы исследования. В ряде работ И.Д.Рашаль на различных

культурах (1980, Rashals, 1980; Рашаль, Вецванага, 1973; Рашаль, Лифшиц, 1979; Рашаль, Филипека, 1982; Дишлер, Рашаль, 1983; Рашаль, Холмс, 1983; Мелехина и др., 1983; Рашаль, Мелехина, 1983, Рашаль, Муцениеце, 1984) исследовал корреляции как в специальных экспериментах, так и по сезонам выращивания. Из анализа корреляций между показателями продуктивности у *Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* Mans., приведенных в публикации, следует, что наибольшие различия в структуре связей проявляются между гено- и паратипической изменчивостью, в то же время на степень этих различий сильно влияют условия года (общее сходство колеблется от 72 до 87%). М. Salehuzzaman, O. Joarder, (1979) сравнили фенотипические и генетические корреляции между продуктивностью растений и некоторыми морфологическими признаками у 21 линии сои, У ранне- и среднеспелых образцов фасоли В.И. Буданова с соавторами (1985) изучала изменчивость и корреляции элементов продуктивности. Анализ приведенных данных показал, что изменения структуры связей ранне- и среднеспелых образцов (за два года исследования) определяются как особенностями самих образцов, так и условиями сезона. Условия сезона влияют и на степень проявления различий между матрицами образцов разных групп. В работе Л.И. Лаврентьевой (1982) исследованы корреляции линий F7 гороха с компактной формой побега. Н.Л. Савкин (1986) анализирует корреляции хозяйственно ценных признаков у скоро- и среднеспелых сортов гороха. В исследовании Н.М. Чекалина с соавторами (1986) рассмотрены корреляции некоторых признаков продуктивности у сорта и линий гибридов нута в двух вариантах опыта: при конкуренции между растениями и без нее. При сравнении приведенных в публикации коэффициентов корреляции выясняется, что корреляции в гибридных потомствах, где основным источником изменчивости являются генотипические различия линий и семей, сильно отличаются от внутрисортных и более стабильны по структуре. Влияние конкуренции повышает силу связей. В исследовании Э.Д. Жилы (1981) проведен анализ корреляций некоторых признаков побега и луковицы у чеснока (19 сортов на протяжении четырех лет). Корреляции между семьями в потомствах от разных гибридных комбинаций и беккроссов у короткостебельной озимой ржи при отборе на устойчивость к мучнистой росе и полеганию рассматривает В.В. Скорик (1988).

В исследовании М.В. Шилиной (Шыліна, 1989) приведены корреляции по восьми признакам плодов томатов у сортов и гибридов при разных дозах азота, фосфора и калия. В монографии В.Е. Перфильева (1994) рассмотрены корреляции признаков размеров, прироста и плодоношения у сортов яблони, вишни и сливы. Помимо разной степени генотипической разнородности исследованных групп у яблони и вишни, на структуру корреляций, вероятно, влияют особенности самих этих культур.

В большинстве рассмотренных публикаций основное внимание исследователей было обращено на изменчивость отдельных конкретных связей; авторы с разной степенью уверенности отмечают факт изменения корреляций между исследованными признаками в зависимости от условий или различий между объектами.

С применением предложенных автором приемов анализа были исследованы корреляции таких культур как просо, лен-долгунец, яровой рапс. 102 образца мировой коллекции проса (*Panicum miliaceum* L.), относящихся к 11 эколого-географическим группам исследовали четыре года (1975-1978 гг.; Ростова и др., 1985, 1986). Выявлены различия в структуре связей по годам (сходство 78%);

наиболее сильно различаются корреляции в сезоны, контрастные по продуктивности и дефинитивным размерам растений. Самыми стабильными оказались корреляции длительности периода всходы-выметывание метелки и размеров побега, его частей; более изменчива структура связей признаков продуктивности растения, периода выметывание метелки-созревание, характеристик качества зерна. Установлено также значительное влияние на структуру связей различий географо-экологических групп образцов (сходство 69%), причем степень сходства матриц корреляции соответствует географической близости районов возделывания этих групп.

При исследовании корреляций между длительностью фаз вегетации и размерами растений у льна-долгунца (Брач, 1987, 1989а,б; Ростова, Брач, 1989) установлено, что индивидуальные и генетические корреляции у линий и стандартных сортов разных групп спелости значительно различаются в зависимости от особенностей исследуемых образцов и условий сезона. Межлинейная (генетическая) изменчивость большинства признаков значительно отличается от индивидуальной.

Исследование изменчивости ярового рапса и сурепицы в 10 пунктах (от Ивано-Франковска до Дальнего Востока и от Заполярья до Ташкента) было проведено в течение 1984-1986 гг. на девяти сортах рапса разного происхождения и одном сорте сурепицы (Анащенко и др., 1991; Дубовская, 1993). Изучали морфологические признаки побега и стручка, фенологию, продуктивность и жирнокислотный состав семян. Структура корреляций между признаками роста и продуктивности в большей степени определялась условиями среды, чем генотипическими различиями между образцами. Основное различие между экологическими и генотипическими корреляциями заключалось в том, что реакция на прямое воздействие внешних условий признаков продуктивности и роста имела сходное направление, а в межсортном варьировании эти группы признаков относительно независимы. Общие закономерности изменения уровня и структуры связей сохраняются как для морфологических показателей и компонентов продуктивности рапса и сурепицы, так и для биохимических характеристик. Во всех случаях влияние условий среды на структуру связей проявляется тем сильнее, чем ниже средняя детерминированность того или иного признака.

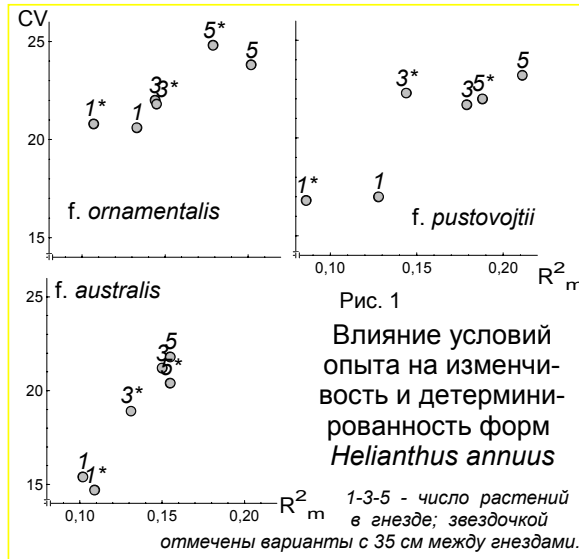
2.2 Однолетний подсолнечник *Helianthus annuus* L.

Исследования особенностей индивидуальной изменчивости были проведены на коллекционных образцах, являющихся типичными представителями основных разновидностей культурного подсолнечника (Анащенко, 1976, 1980; Анащенко, Ростова, 1985): сорта Передовик и Дружба (*var. pustovoitii* f. *pustovoitii*), Гигант (*var. australis* f. *australis*) и образец из Италии К-2491 (*var. annuus* f. *ornamentalis*; Ростова, 1986). Варианты опыта: 1, 3, 5 растений в гнезде, расстояние между гнездами в ряду - 70 и 35 см (между рядами - 70 см). Исходные данные были получены на Кубанской опытной станции ВИР (1978-1980 гг.) и на опытных полях Пушкинских лабораторий этого же института (1978 г.); объем выборки - не менее 90 растений. Для исследования были отобраны 19 признаков: длина побега, его диаметр у основания (H , D), число листьев (b), длина и ширина пластинки листа, ее форма и относительная длина черешка (в средней части побега; d , e , d/e , d_1/d), число дней от всходов до цветения (T), диаметр соцветия (l), облиственность побега (b/H , $S/H=d \cdot e \cdot b/H$), его выпрямленность (h/H , где h - расстояние от земли до корзинки в период созревания), сбежистость ($\Delta D/H$), скорость разворачивания листьев и роста побега в период линейного роста ($b/T=\Delta b/T$, $H/T=\Delta H/T$), число ложносупротивных

листьев у основания и отмерших листьев к периоду созревания ($2/b$, $+/b$), относительное число боковых побегов и уровень начала их формирования (для К-2491; k/b , k_0/b).

При изменении площади питания у всех исследованных образцов сильнее всего уменьшаются размеры пластинки листа, диаметр побега, корзинки. В вариантах с максимальной площадью питания к наиболее изменчивым и слабо детерминированным показателям относятся $\Delta D/H$, $+/b$, $2/b$; наиболее стабильны и независимы d/e , d_1/d . Группа наиболее сильно детерминированных признаков :D, d, e, H, T. Сравнение образцов между собой показало, что по большинству исследованных признаков слабо окультуренный декоративный образец отличается увеличенным размахом варьирования и самыми сильными связями (рис.1). У многолистного и позднеспелого сорта Гигант - минимальная изменчивость и детерминированность. С уменьшением площади питания повышаются и изменчивость и детерминированность у всех форм; в наибольшей степени это выражено по характеристикам размеров листьев, соцветия, толщины побега, слабее - по числу листьев и длительности периода всходы-цветение.

По структуре корреляций наибольшие различия проявляются в условиях варианта 70-1 и сильнее всего - между масличными сортами и декоративным образцом (общее сходство всех четырех матриц 68%) У декоративного подсолнечника (рис. 2а) сильно коррелируют признаки, определяемые длительностью развития и роста (T, b, H, а также - b/T , $2/b$), размеры листьев (d, e, S/H и d_1/d); развитие боковых побегов (k/b и k_0/b). У масличных сортов (рис.2б) характеристики листьев также объединены сильными связями, а к ним примыкает диаметр побега и размер соцветия. Характеристики роста побега (H, H/T, b/H) образуют вторую плеяду. В отдельную плеяду входят характеристики скорости развития и формирования листьев (T, b/T, b, $2/b$). Для многолистного позднеспелого сорта Гигант (рис.2в) характерно сохранение "плеяды листьев", однако толщина побега и размер соцветия с нею связаны слабо. Группировка признаков, описывающих рост побега и скорость развития несколько напоминает характерную для масличных сортов, но длительность вегетации у этого сорта в одинаковой степени связана и с числом листьев, и с длиной побега. Наиболее сильно детерминированы у сорта Гигант длина и толщина побега, а большое число листьев объясняет более слабую связь между их размерами и остальными признаками. Таким образом, относительно стабильно у всех исследованных образцов проявляются корреляции между главными признаками двух основных плеяд: 1) размеров листьев, 2) роста побега. Значительные различия в структуре корреляций между образцами проявляются в связях слабо детерминированных признаков (h/H,



Примечание: Обозначения признаков приведены в тексте. Градации корреляций: 0,8-0,6-0,2; $r < 0$ - пунктир. Слева - вариант 70-1 (70 см по 1 растению), справа - 35-5 (35 см, по 5 растений).

+/b, d/e, d₁/d, ΔD/H; рис.3). Общей тенденцией является увеличение стабильности структуры связей с повышением детерминированности, однако длина побега и его

толщина (H, D) несколько отклоняются от нее. Действительно, у декоративной формы размеры побега жестко определяются длительностью роста и числом метамеров, а у масличного подсолнечника практически зависят только от скорости его роста и очень слабо связаны с признаками плеяды развития. Структура связей диаметра соцветия слабо изменяется, хотя их уровень значительно повышается от слабо окультуренных форм к масличным сортам.

Сравнение корреляционных матриц всех вариантов опыта по четырем исследованным образцам показало, что направление изменений структуры связей сходно и соответствует изменению условий. Между образцами различия тем меньше, чем более неблагоприятны условия (в варианте 35-5 сходство 88%). Степень изменения структуры связей наибольшая у декоративного образца 2491 (сходство 77%) и наименьшая - у масличных сортов (87 и 89%). У образца К-2491 в условиях максимального сокращения площади питания (рис.2г) плеяда размеров листьев становится более "плотной" и расширяет свой состав за счет присоединения таких признаков как толщина побега, диаметр соцветия и скорость роста побега. Связи в плеяде роста и развития значительно ослабевают, но выявляются связи длительности вегетации со скоростью

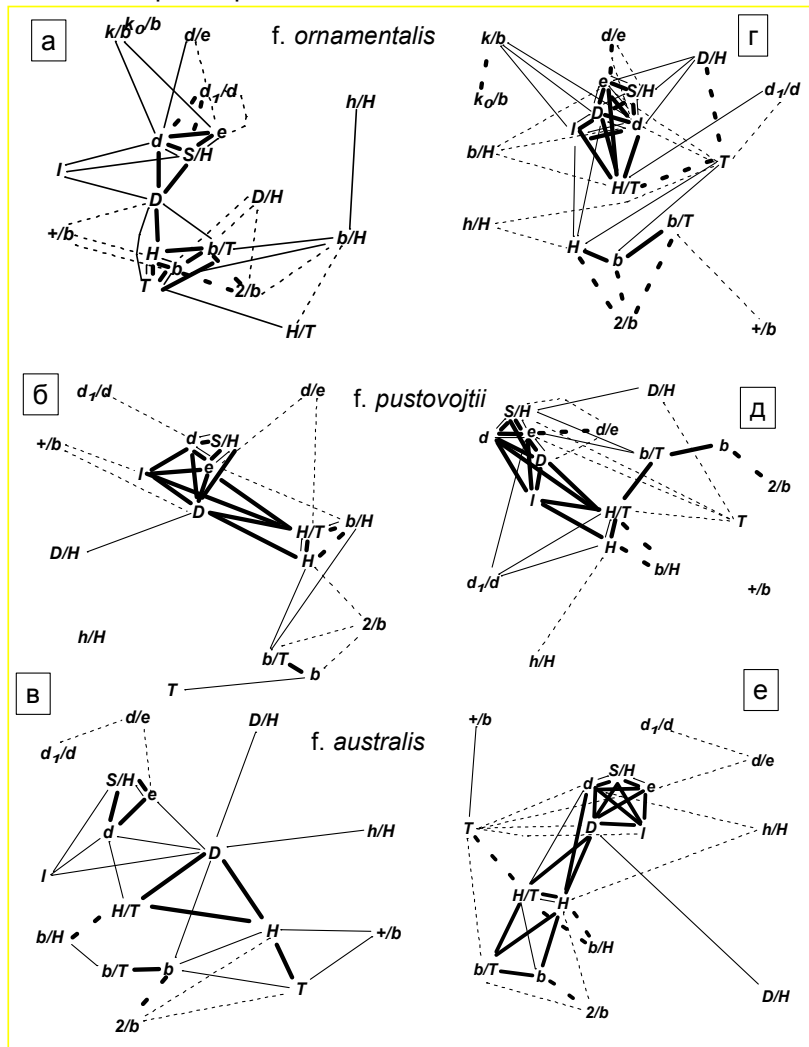
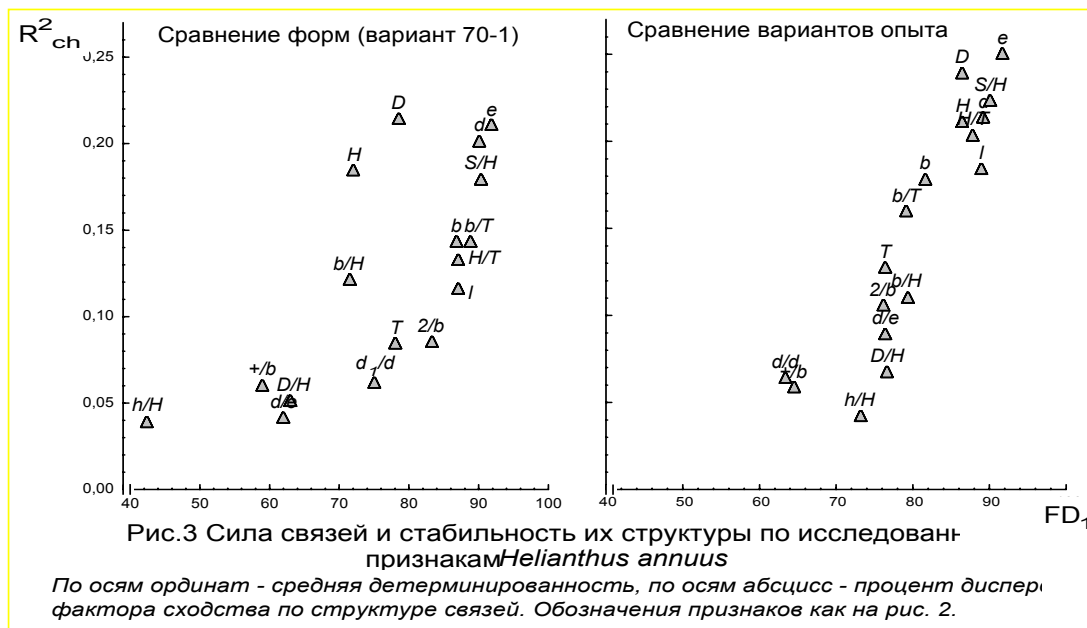


Рис. 2 Структура корреляций в индивидуальной изменчивости *Helianthus annuus*

Слева - вариант 70-1 (70 см, 1 растение); справа - 35-5 (35 см, по 5 растений). Корреляции: 0,8 - 0,6 - 0,2 (двойная жирная - жирная - тонкая линия); $r < 0$ - пунктир. Обозначения признаков см. в тексте

роста побега и признаками плеяды листьев. В варианте 35-5 цветение начинается тем позже, чем более замедлен рост побега и чем мельче листья на нем. Для позднеспелого сорта Гигант при уменьшении площади питания характерно усиление связей между длиной побега и числом листьев, а также темпами роста побега и образования листьев (рис.2е). По масштабам изменения и уровня, и структуры связей он близок к масличным сортам. У масличных сортов наиболее значительные изменения структуры связей происходят при переходе от вариантов с одиночным стоянием растений к другим. Дальнейшие изменения в основном сводятся к повышению силы связей без существенных изменений их структуры. Вместе с тем от соответствующих вариантов декоративного образца эти матрицы (рис.2д) отличаются главным образом более выраженными отрицательными корреляциями скорости развития растений (T) с большинством размерных характеристик, а также более сильной связью между длиной побега и плеядой листьев. Степень изменений структуры связей различается не только у разных форм: чем сильнее связи признака с остальными, тем более стабильна их структура как при сравнении матриц разных образцов, так и по вариантам опыта (рис.3)



Можно считать установленным, что условия роста растений подсолнечника влияют не только на средние значения отдельных признаков, но и на уровень и структуру связей между ними. Направленность изменений указывает на закономерный характер перестроек в системе взаимосвязей. Дефицит внешних ресурсов, возникновение и обострение конкурентных отношений между растениями приводят прежде всего к снижению интенсивности ветвления и уменьшению размера листьев. Все это, в свою очередь, резко сокращает общий размер фотосинтезирующей поверхности растения, приближая его к минимально необходимому пределу. Если в оптимальных условиях роста варьирование размеров листьев не оказывало существенного влияния на рост других частей растения, то при загущении именно они становятся индикатором

общего состояния растения. В этих условиях размер листовой пластинки определяет интенсивность роста побега (прежде всего его толщину), всего соцветия и семянков в нем. При отсутствии конкуренции конечные размеры растения в основном зависят от общей продолжительности его роста, т. е. от сроков перехода к формированию генеративных органов. Поскольку декоративные формы подсолнечника не подвергались строгой селекции по скороспелости, изменчивость сроков их цветения в значительной степени связана с генотипическими различиями растений. При загущении эта изменчивость увеличивается, но различия между рано- и поздноцветущими растениями в этих условиях определяются прежде всего их конкурентоспособностью, т. е. интенсивностью роста. При максимальном загущении поздноцветущие растения - это более слабые, медленно растущие, угнетенные экземпляры, достигающие меньших конечных размеров.

Общее нарастание различий между вариантами по всем исследованным характеристикам (средние значения, размах варьирования, коэффициенты детерминации и структура корреляций) примерно соответствует различиям в условиях опыта. Существует ли параллелизм в силе реакции, выражаемой разными показателями, по отдельным признакам? Можно предположить, что наибольшие отклонения по средним значениям сопровождаются и самыми значительными перестройками структуры зависимостей. Однако такого прямого соответствия мы не обнаружили. Более того, по результатам исследования не подтверждается и распространенное мнение о том, что отдельные более сильные и, соответственно, более важные связи должны быть и самыми стабильными. Для тех или иных признаков, по-видимому, соотношение уровня и стабильности корреляций может определяться различно, вплоть до обратной зависимости (наибольшая лабильность сильных связей) или отсутствия какого бы то ни было соответствия.

Для сравнительного изучения изменчивости анатомического строения листа были взяты образцы культурного подсолнечника - типичные представители основных четырех разновидностей и 16 образцов дикорастущего подсолнечника (Ростова, Крылова, 1987а,б). По 54 признакам строения пластинки листа и черешка все культурные формы отличаются значительным снижением размаха индивидуального варьирования и детерминированности (в 1,7-3,7 раза). Среди образцов культурного подсолнечника по строению листа и изменчивости его характеристик выделяется армянский крупносемянный, сформировавшийся в условиях теплого и влажного климата горных долин.

Уменьшение площади питания и конкурентные отношения между растениями при гнездовом размещении увеличивают относительный размах варьирования. Сила связей у подавляющего большинства признаков трех основных образцов также увеличивается. Наиболее выражен параллелизм изменений размаха варьирования и силы связей у признаков, характеризующих развитие главной жилки пластинки листа и черешка (площадь поперечного сечения, площадь паренхимы, ксилемы и флоэмы).

Окультуривание однолетнего подсолнечника, селекция на повышение продуктивности привели к значительному увеличению размеров листьев. Косвенным результатом окультуривания и селекции является сокращение изменчивости и снижение уровня взаимосвязей между признаками анатомического строения листа.

Исследование генотипической изменчивости образцов культурного однолетнего подсолнечника было проведено по результатам описания мировой коллекции ВИР. Всего исследовано 732 образца; использовано 16 измерявшихся показателей и 9

индексов. Были проанализированы морфологические признаки (размеры побега, соцветия, максимального листа, число боковых побегов), характеристики фенологических особенностей (абсолютная и относительная длительность фаз развития), биохимические (процент масла и белка), а также хозяйственные показатели (урожай семян, масса 1000 семян).

Сравнение девяти матриц, соответствующих всем формам культурного однолетнего подсолнечника показало довольно значительную степень их различий: общность матриц лишь 74%. Крайнее положение занимают, с одной стороны, матрицы форм, наиболее близких к двум предполагаемым предкам культурного подсолнечника: относительно низкорослого сильно ветвящегося (f. *annuus*) и высокорослого, многолистного позднеспелого (f. *australis*). Наиболее окультуренный масличный подсолнечник вместе с близкими формами (f. *pustovojtii* - f. *ruralis* - f. *primigenius*) - в большей степени сходен по структуре корреляций с f. *annuus*, но в целом занимает промежуточное положение между исходными формами. Несколько иное положение, скорее всего, определяемое особенностями условий возникновения этой формы, занимает f. *armeniaca*. Эти образцы характеризуются повышением уровня корреляций при низкой относительной изменчивости. Таким образом, степень различия по структуре корреляций примерно соответствует различиям между формами культурного подсолнечника.

Позднеспелость и увеличение размеров побега у f. *australis* сопровождаются значительным снижением силы корреляций (без существенных изменений размаха относительной изменчивости). В ряду форм масличного подсолнечника усиливаются корреляции признаков семян и общей продуктивности. Для высокопродуктивных маслических форм характерно значительное усиление отрицательной корреляции между содержанием белка и масла в семенах.

Сравнение матриц генотипической и индивидуальной изменчивости с использованием набора совпадающих морфологических признаков показало, что и в тех и в других сохраняется специфика, характерная для основных форм культурного подсолнечника. Матрицы фенотипических корреляций наиболее сходны с генотипическими соответствующей разновидности и формы.

2.2 Рис *Oryza sativa* L

Система взаимосвязей признаков побега и компонентов продуктивности у риса (Седловский и др., 1985; Ростова, Седловский, 1986, 1991) наиболее детально изучена на среднераннем сорте Дубовский-129 и одном из самых скороспелых - Алакульском, значительно отличающихся друг от друга по выраженности количественных признаков, определяющих продуктивность растений. Дополнительные данные были получены при исследовании 12 контрастных сортов и форм, в том числе - короткостебельных. При изучении влияния площади питания растения выращивали в трех вариантах размещения: 2x15, 15x15 и 30x30 см² и с разными дозами азотного удобрения. Сравнение матриц корреляции обоих сортов и всех вариантов опыта по структуре показало довольно высокую степень их сходства (84%). У сорта Дубовский-129 структура корреляций незначительно изменялась при переходе от варианта к варианту (91% сходства); более или менее значимые преобразования выражаются преимущественно в усилении межплеядных корреляций. Перестройка системы связей у сорта Алакульский более значительна (83% сходства) и касается даже плеяды продуктивности главного побега. У обоих сортов сильнее всего варьирует структура связей продуктивности отдельного дополнительного

побега. Изменение дозы азота слабее проявлялось по изученным характеристикам. Физиологическое воздействие химическими мутагенами и гамма-облучением также различалось по силе наблюдавшейся реакции. Значительные перестройки структуры взаимосвязей, наряду со снижением общей продуктивности и завязываемости зерна было вызвано гамма-облучением (Ростова, Седловский, 1991).

Сравнение корреляций в индивидуальной и межсортовой изменчивости в разных вариантах опыта с площадью питания показало, что условия выращивания вызывают меньшие по масштабу различия в силе и структуре связей, чем природа изменчивости.

2.4 Мягкая пшеница *Triticum aestivum* L.

Сравнение матриц корреляции у изогенных короткостебельных линий (Ростова, Коваль, 1986) показало разное проявление генов, введенных от сорта Норин и Том Пус, а также отсутствие соответствия между изменением среднего значения размера побега и перестройкой взаимосвязей этого признака с остальными. Все исследованные линии отличались от родительского сорта Новосибирская 67 общим повышением уровня связей. В степени изменчивости отдельных коэффициентов корреляции не обнаружено зависимости от их силы.

Сила и структура корреляций между компонентами продуктивности у родительских форм и гибридов озимых пшениц (анализ данных программы ДИАС; Драгавцев и др., 1984) в наибольшей степени определялась условиями выращивания (год, пункт), а также различиями между индивидуальной и генетической изменчивостью. Сильнее всего это проявлялось в уровне корреляций показателей общей продуктивности растений и в структуре связей наиболее независимых показателей (длительность периода до колошения, масса 1000 зерен, длина нижнего междоузлия).

В межсортовой изменчивости яровых пшениц разного уровня селекции (Шитова, 1988; Rostova, 1988) реакция на условия выращивания в разных географических пунктах (Алтай, Поволжье и Санкт-Петербург) проявилась в степени проявления их дифференциации по морфологическим и хозяйственноценным признакам, силе связей между ними и пластичности системы корреляций. Слабее всего изменения структуры корреляций были выражены у сортов новейшей селекции.

2.5 Озимая рожь *Secale cereale* L.

Показатели продуктивности и морфологические характеристики побега и растения исследованы по данным четырех сезонов на 20 сортах и 2 линиях озимой ржи. Обнаружено значительное влияние не только сезонов, но и повторностей на систему взаимосвязей. Дифференциация самих исследованных форм и различия по матрицам корреляций сильнее проявлялись в благоприятных для роста и развития растений условиях. Наиболее сильно изменялись корреляции у короткостебельных линий П-168 и В-2/69.

2.6 Клещевина *Ricinus oleracium* L.

Исследованы корреляции продуктивности и морфологических признаков у двух сортов в разные годы и при изменении числа растений (1,2,3) в гнезде (Мошкин, Сачли, 1972; Сачли, 1978).

2.7 Плодово-ягодные культуры

Изменчивость массы плода, а также содержания сухого вещества, сахаров, сахарозы, свободных кислот, аскорбиновой кислоты и корреляции между этими признаками исследованы на 100 образцах р. *Malus*, 32 образцах р. *Prunus*, 106

образцах р. *Grossularia*, 62 образцах *Ribes nigrum* L. и 46 образцах р. *Fragaria* (Самородова-Бианки, 1972; Самородова-Бианки, Володина, 1976; Самородова-Бианки, Ростова, 1988). У разных групп образцов яблони и крыжовника выявлены различия между матрицами корреляций, соответствующие их происхождению. При включении в анализ дикорастущих или близких к ним форм проявляется отрицательная корреляция между процентом сухого вещества в плодах и их массой.

Глава 3. КОРРЕЛЯЦИИ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ

Исследования корреляций в естественных популяциях растений в большинстве случаев включают небольшое число выборок. Тем не менее, рассмотрение некоторых результатов, а также дополнительный анализ приведенных в публикациях данных, позволяют пополнить наши представления об изменчивости корреляций в естественных условиях.

3.1 Изменчивость корреляций в популяциях растений

Исследуя изменчивость признаков листьев робуроидных дубов Кавказа, Ю.Л.Меницкий (1966, 1971) провел сравнение 18 выборок по средним значениям и по ковариационным матрицам. Дивергенция по ковариационным матрицам оказалась значительно меньше и, по мнению автора, "в большей степени обусловлена различием дисперсионных матриц (1971, с. 23)". А.М.Мауринь, Л.Я.Рате (1980) показали изменения уровня связей между морфологическими признаками в разные годы у *Silphium perfoliatum* L.. Некоторые различия в корреляциях между признаками листьев, соцветия и цветка у *Pyrola minor*, *P. asarifolia* и гибридов между ними описывает Е. Haber (1984), между признаками листьев в популяциях четырех видов примул З.Ш.Абдуразакова (1985), по морфологическим признакам в разных популяциях *Dactylis glomerata* L. subsp. *glomerata* Д.Пеев (1985), между признаками побега и числом семян у разных экотипов *Spartina patens* J. Silander (1985), а в популяциях *Plantago lanceolata* L. из разных местообитаний - W. Kirsten и W. Van Delden (1987). В исследовании А. Platenkamp, R. Shaw (1992) описана изменчивость и корреляции в клонированном потомстве двух контрастных популяций *Anthoxanthum odoratum*. Корреляции размеров растений в семьях из трех популяций *Geranium carolinianum* исследованы D. Roach (1986). M. Grant, D. Antonovics (1978) описали различия в корреляциях по 15 морфологическим признакам между тремя популяциями *Anthoxanthum odoratum* L. Авторы интересовали особенности адаптации периферической (по экологическому градиенту) популяции в сравнении с находящейся в оптимальных условиях и промежуточной. Анализ приведенных в публикации матриц показал, что при относительно высоком сходстве матриц (80%) угнетение роста и снижение семенной продуктивности в периферической популяции усиливает зависимость между развитием соцветия и размерами листьев, вызывает появление компенсаторных связей между общей продуктивностью и ростом отдельного побега. В.И.Полуянова (1985) в исследовании двух популяций *Hieracium pilosella* L. показала, что в более "молодой" и находящейся, по мнению автора, в более благоприятных условиях, большинство корреляций выражено сильнее (что вполне согласуется с увеличением размаха изменчивости в ней).

Попытка применить некоторые приемы количественного сравнения корреляций признаков листьев у декоративных древесных растений при их исследовании в разных географических точках (в том числе - при интродукции) сделана в

исследовании А.В.Кузьмина (1988). Автор предлагает использовать такие характеристики системы связей как "корреляционная плотность" и "расходимость", которые определяются как средние арифметические положительных и отрицательных коэффициентов корреляции

L. Venable, A. Burquez (1989, 1990) в шести популяциях *Heterosperma pinnatum* (*Asteraceae*) в природных условиях и в семьях потомств изучали изменчивость и корреляции признаков семян, соцветия и всего растения. Авторы приводят результаты сравнения внутри- и межпопуляционных, фенотипических и генетических матриц, а также гипотетической корреляционной матрицы. В исследовании С. Kelly (1992) на *Chamaecrista fasciculata* в двух популяциях были изучены размеры растения и фенологические показатели, их изменения по годам и проведено сравнение корреляционных

Исследование S. Dudley (1996a,b) ксерофитного растения *Cakile edentula* (Bigel.) Hook. var. *lacustris* из местообитаний, различающихся по влажности, включало характеристики транспирации и фотосинтеза, биомассы, площади пластинки листа. Проанализированы фенотипические и генетические корреляции в природных и контролируемых условиях. В условиях дефицита влаги значительно повышается средняя детерминированность, но ослабевает корреляция между интенсивностью фотосинтеза и проводимостью устьиц.

D. Campbell (1996) при исследовании субальпийского растения *Ipomopsis aggregata* (*Polemoniaceae*) обнаружила различия между генетическими и фенотипическими корреляциями признаков цветка.

Проведенные разными авторами исследования корреляций в естественных популяциях растений показывают, что различия между объектами, а также изменения условий среды могут влиять на систему взаимосвязей

3.2 Виды р. *Leucanthemum*

Исследование изменчивости нивяников было проведено на выборках из популяций широко распространенного вида *Leucanthemum vulgare* Lam. (Постова, 1970, 1971, 1999, 2000) и двух эндемичных карпатских видов этого рода *L. waldsteinii* (Sch.Bip.) Pouzar (*L. rotundifolium* (Waldst. et Kit.) DC.) и *L. subalpinum* (Schur) Tzvel. (*L. Raciborskii* M.Pop. et Chrsan.). Выборки *L. vulgare* собирали от Риги, Пскова и Санкт-Петербурга до Иркутска и побережья Байкала с запада на восток и от Казани и Владимира до Архангельска к северу (14 географических пунктов, 43 выборки), а также на территории Карпат и Закарпатья (в 5 пунктах, 29 выборки); *L. waldsteinii* - в 6 пунктах (17 выборки) и *L. subalpinum* - в 2 пунктах (11 выборки). В одном географическом пункте *L. vulgare* собирали в контрастных экотопах или по экологическому градиенту, соответствовавшему изменению условий увлажнения и освещенности: от лугов или полей с мощным травостоем (А) до суходольных лугов (В) и затененных лесных полей, опушек леса (С). Дополнительные данные были получены при выращивании растений всех трех видов из семян карпатских популяций на опытных делянках Биологического НИИ СПбГУ в Старом Петергофе. Для сравнительного анализа структуры связей использовали выборки с $n > 50$.

На каждом побеге измеряли его общую высоту (H), длину верхнего междоузлия (h_1), длину и ширину наибольшего листа в средней части побега (d , e), число зубцов на 1 см края листа (f), диаметр диска главного соцветия (l); считали число язычковых цветков (m), общее число листьев на побеге (b) и число узлов без боковых побегов (от основания; b_0). Поскольку длина верхнего междоузлия сильно

коррелирует с размером побега, а число узлов без ветвления - с их общим числом, в анализе применялись вместо абсолютных относительные показатели (%): $h_1 = h_1 \times 100 / H$ и $b_0 = (b_0 / b) \times 100$. Для характеристики формы листа использовали отношение d/e ; разрастание междоузлий побега характеризовали по $h = (H - h_1) / (b - 1)$. Для сравнения видов измеряли ширину и высоту ложа соцветия на поперечном срезе, длину и ширину отгиба "язычка" и их отношения ($s_1, s_2, s/s, t_1, t_2, t/t$), длину черешка и пластинки листа (d_1, d_2), ширину пластинки без зубцов (e_1).

3.2.1 Природные популяции

Анализ индивидуальной изменчивости нивяника обыкновенного показал, что наиболее сильно детерминировано варьирование высоты побега и интенсивности его ветвления, размеров листовой пластинки и соцветия (число язычковых цветков и диаметр диска). Относительно широкий размах варьирования при слабой зависимости от изменений остальных признаков характерен для качественных признаков и относительной длины верхнего междоузлия. Относительно стабильны и независимы форма листовой пластинки и зубчатость ее края. В компонентном анализе наибольшие различия по F_1 проявляются между выборками из разных типов местообитаний (независимо от точки сбора): самые крупные сильнее ветвящиеся побеги с большими листьями и соцветием, с относительно более коротким верхним междоузлием были у растений из местообитаний А; противоположное положение занимают растения из более сухих (В) и промежуточное - из затененных местообитаний (С) (рис. 4). По значениям F_2

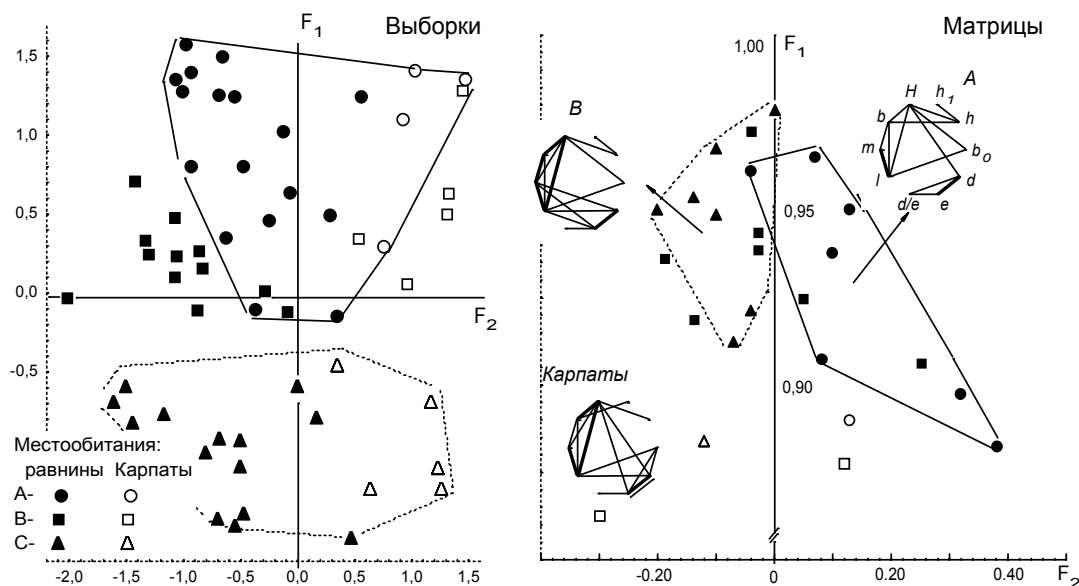


Рис. 4 Сравнение популяций *Leucanthemum vulgare*

В изображениях усредненных корреляционных матриц градации корреляций: 0,8-0,6-0,3; $r < 0$ - пунктир. Обозначения признаков приведены в тексте.

наиболее отличаются от остальных выборки *L. vulgare* с Карпат: при сходных общих размерах у них в среднем больше листьев на побеге (особенно в затененных

местообитаниях), пластинка листа несколько шире. Сопоставление изменчивости и детерминированности основных 10 признаков в выборках из разных пунктов и типов местообитаний также показало преобладающее влияние локальных экологических факторов на эти характеристики. Угнетение роста (В) приводит к повышению детерминированности и изменчивости размеров побега и соцветия. Сравнение структуры связей выявило высокую степень сходства между матрицами (86%; рис. 4). В группировке матриц также не обнаруживается соответствия пунктам сбора (кроме матриц по выборкам с Карпат); наиболее отличаются друг от друга матрицы по выборкам из местообитаний А и В.

В условиях, вызывающих общее угнетение роста побега (В), усиливаются все основные связи между признаками. Признаки побега, соцветия и листьев объединяются в плеяду; при этом размер побега в большей степени определяется разрастанием его метамеров, чем их числом. Различия средних матриц корреляций "равнинных" и карпатских выборок выражаются главным образом в уровне связей.

Оценка различий по структуре связей отдельных признаков во всех вариантах сравнения указывает на максимальную изменчивость связей относительно независимых показателей (h_1, b_0 ; сходство <70%). Относительная длина верхнего междоузлия в матрицах разных выборок определяется числом метамеров основной части побега или их разрастанием. Интенсивность ветвления, в свою очередь, может быть сильнее связана с ростом побега и его частей или с размерами листьев.

Произрастающие на Карпатах виды нивяника имеют ограниченный ареал и отличаются от нивяника обыкновенного как по морфологическим характеристикам, так и по предпочитаемым местообитаниям. *L. waldsteinii* растет преимущественно в лесном поясе, в затененных и влажных местах. *L. subalpinum* в пределах Украинских Карпат известен из двух точек, причем популяции занимают весьма ограниченный участок крутого каменистого склона (1600-1800 м над ур.м).

Сравнение выборок всех трех видов по комплексу исследованных признаков показывает их значительную разграниченность; в то же время направление изменчивости внутри выборок и между ними в пределах *L. vulgare* и *L. waldsteinii*) весьма сходно (рис. 5). Если у *L. vulgare* различия между выборками в основном определяются типом местообитания, выборки *L. waldsteinii* образуют две группы: из лесной зоны и из субальпийской. Последние отличаются меньшими размерами и повышенной интенсивностью антоциановой окраски побега, что свидетельствует об угнетении их роста. Условия среды в обеих обследованных точках произрастания *L. subalpinum* слабо различались, и хотя растения собирали в разных частях склона и в разные сезоны, различия между выборками оказались незначительными.

Сравнение относительной изменчивости и средней детерминированности основных характеристик растений трех видов показывает, что наиболее типичным признаком-индикатором является высота побега. Число листьев на побеге менее изменчиво и слабее связано с остальными признаками, причем у карпатских видов относительная независимость этого признака выражены сильнее (в наибольшей степени - у *L. subalpinum*). Средняя длина междоузлия, наоборот: наиболее изменчива и теснее связана с остальными у высокогорного нивяника, а более независима у нивяника обыкновенного. У всех трех видов ширина пластинки листа изменчивее, чем его длина, но только у круглолистного она к тому же сильнее коррелирует с остальными признаками. У всех трех видов признаки соцветия менее изменчивы, чем размеры вегетативной части побега, причем число язычковых

цветков варьирует сильнее, чем диаметр диска соцветия, и слабее детерминировано. Наиболее широкий размах и значительная независимость варьирования характерны для относительной длины верхнего междоузлия. Повидимому, изменчивость этого признака в наибольшей степени определяется случайными факторами.

Сравнение 25 корреляционных матриц всех трех видов в индивидуальной изменчивости показало довольно высокое сходство структуры корреляций. При этом матрицы каждого вида образуют более или менее определенно локализованную группу (рис. 5), т. е. сходство структуры корреляций в выборках одного вида выше, чем между видами: общее сходство всех матриц 76%; по видам: *L. vulgare* 79, *L. waldsteinii* 78 и *L. subalpinum* 92%. У обоих карпатских видов усиливаются связи с остальными признаками размеров листовой пластинки (в выборках *L. waldsteinii* преимущественно за счет корреляций ширины, *L. subalpinum* - длины), длины среднего междоузлия (повышается корреляция с общей длиной побега) и снижается согласованность изменчивости по числу листьев, числу язычковых цветков в соцветии и относительному уровню ветвления. В большинстве случаев снижение детерминированности соответствует сокращению размаха изменчивости (и наоборот).

Анализ изменений структуры корреляций в отдельных выборках показывает, что у *L. vulgare* в более сухих и открытых местообитаниях происходит усиление корреляций между числом листьев на побеге и признаками соцветия, а зависимости между этой группой признаков и особенностями роста побега ослабевают. Выборки из наиболее высокогорных точек сбора отличаются ослаблением корреляций размеров листьев с остальными признаками.

Среди матриц *L. waldsteinii* можно выделить: сходные с *L. vulgare*, наиболее "типичные" (лесной пояс, от 1000-1200 до 1400 м над ур. м.) и значительно

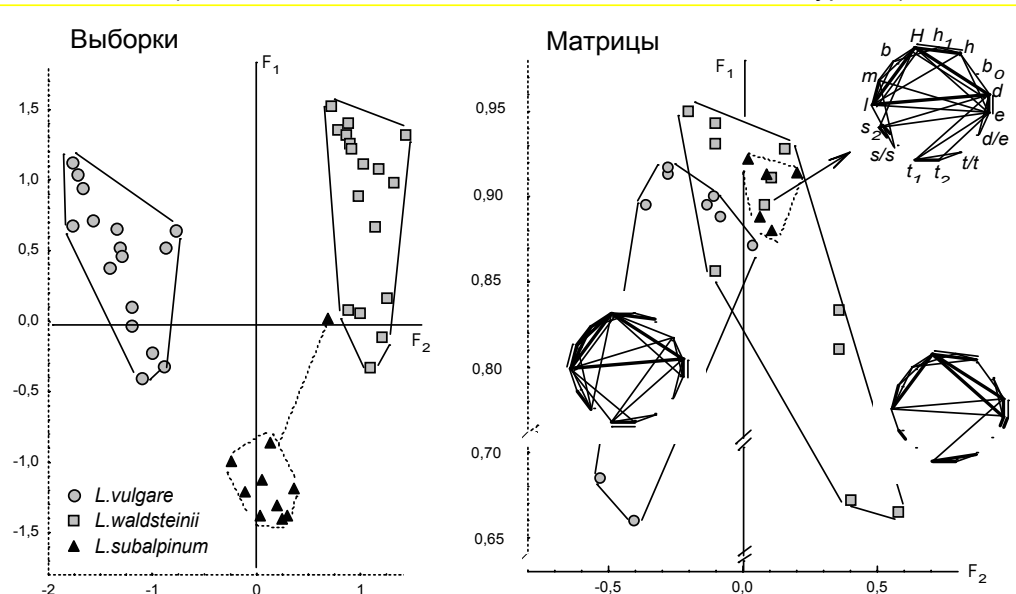


Рис. 5 Сравнение популяций трех видов *Leucanthemum*

Обозначения признаков приведены в тексте, обозначения корреляций как на рис. 4.

отличающиеся от других (выше 1400 м). В последней группе матрицы выборки со склона горы Говерла и из других, тоже «нетипичных» местообитаний (вырубка, выше лесного пояса или на его границе). Общая особенность этой группы матриц: все признаки листовой пластинки сильно коррелируют друг с другом, причем удлиненность возрастает при уменьшении не только ширины, но и длины пластинки (т. е. чем мельче листья, тем выше индекс удлиненности). Размеры листьев в этих матрицах наиболее сильно связаны с признаками, характеризующими рост побега за счет растяжения метамеров (H , h).

Как уже было упомянуто, выборки *L. subalpinum* как по средним значениям, так и по размаху изменчивости слабо отличаются друг от друга; этому соответствуют и незначительные различия по уровню и структуре корреляций.

Для межпопуляционной изменчивости по сравнению с индивидуальной характерно некоторое сокращение размаха варьирования большинства признаков и одновременно значительное повышение силы связей между ними (табл. 1). У *L. vulgare* эти различия наиболее выражены для длины верхнего междоузлия, а также удлиненности листа: снижение изменчивости в 1,5-2 раза и повышение детерминированности в 2,5-7 раз; относительная изменчивость длины среднего междоузлия слабо различается, а детерминированность возрастает в 3,5-7 раз (для «равнинных» и карпатских выборок).

Сравнение матриц корреляций в индивидуальной и межпопуляционной изменчивости карпатских популяций всех трех видов показывает, что и те, и другие образуют ряд по степени сходства (*L. vulgare* - *L. waldsteinii* - *L. subalpinum*), соответствующий приуроченности к разным зонам и местообитаниям. Высокий уровень связей в матрицах межпопуляционной изменчивости объединяет большинство призна-

Таблица 1 Внутри- и межпопуляционная изменчивость и детерминированность трех видов нивяника (по 10 основным признакам)

Виды	Районы	Индивидуальная		Межпопуляционная	
		CV	R^2_m	CV	R^2_m
<i>L. vulgare</i>	Равнинная часть	22,1	0,123	19,0	0,336
	Карпаты	23,1	0,134	22,1	0,486
	Санкт-Петербург (посев)	25,6	0,062	-	-
<i>L. waldsteinii</i>	Карпаты	22,4	0,110	18,4	0,479
<i>L. subalpinum</i>	Карпаты	22,6	0,118	14,5	0,326

Таблица 2 Степень сходства структуры связей отдельных признаков в выборках трех видов нивяника ($FD1\%$)

Признаки	<i>L. vulgare</i>	<i>L. waldsteinii</i>	<i>L. subalpinum</i>	Все виды	Средние* матрицы
H	80,3	73,1	89,3	66,4	80,7
b	86,9	76,2	86,0	77,1	94,1
h_1	61,9	53,9	80,8	51,0	84,7
h	72,6	75,5	93,0	69,7	83,9
d	68,4	69,5	91,4	64,9	84,8
e	78,1	86,9	89,6	78,3	90,4
d/e	71,0	65,8	76,4	60,3	81,2
b_0	66,5	49,6	-	48,2	86,4
t_1	63,9	57,2	81,0	57,4	84,7
t_2	80,2	69,3	88,1	69,3	88,3
s_2	68,8	78,3	94,4	74,2	92,4
m	74,9	75,4	89,7	73,8	92,1
l	88,4	71,8	78,5	70,2	89,5
t/t	60,7	72,7	81,6	66,0	93,2
s/s	73,6	81,8	90,5	73,1	88,3
Все	73,6	71,0	88,2	66,7	86,0

* Приведены результаты сравнения усредненных по всем выборкам каждого вида матриц индивидуальной изменчивости.

ков в единую корреляционную плеяду. Степень согласованности межвыборочной изменчивости у разных видов нивяника возрастает с увеличением размаха варьирования; некоторые особенности структуры связей определяются в значительной степени спецификой самого признака (например, изменение корреляций признаков листа с изменением его формы у *L. waldsteinii*). Оценка степени стабильности структуры связей отдельных признаков по матрицам каждого из видов в отдельности демонстрирует ее увеличение у более сильно скоррелированных признаков (табл. 2). У *L. vulgare* в эту группу входят диаметр диска соцветия, высота побега, число листьев на нем, а также ширина листовой пластинки и число язычковых цветков. Наиболее стабильна у выборок *L. waldsteinii* структура связей ширины листовой пластинки (сильно детерминированный признак) и формы ложа соцветия (один из наиболее независимых). Общим для всех трех видов является более высокая стабильность структуры связей признаков вегетативной части побега. Сравнение матриц всех трех видов (по всем выборкам или усредненным) показало некоторое нарушение этой тенденции: например, среди сильно детерминированных признаков весьма изменчива структура связей размера побега и длины листа.

3.2.2 Условия культивирования

Подробное исследование, включавшее не только дефинитивные размеры основных частей растения, но и динамику их формирования, было проведено при выращивании растений всех трех видов на опытных делянках.

В этих условиях наблюдается значительное увеличение размеров побега (за счет большего числа метамеров), в наибольшей степени проявляющееся у растений *L. vulgare* и менее всего - у *L. waldsteinii*. Резко возрастает число боковых побегов (даже у части растений *L. subalpinum*). Увеличение пластинки листа происходит главным образом за счет ее ширины. При этом сохраняются наиболее существенные различия между видами и по средним значениям исследованных признаков, и по их изменчивости. Анализ корреляций между признаками, использованными и при изучении природных популяций, показал, что в посеве основные особенности структуры связей, отмеченные выше, сохраняются. Наиболее сильные различия были между матрицами естественных популяций *L. vulgare* и по признакам растений первого года жизни в посеве. В экспериментальных условиях наблюдалось снижение варьирования большинства признаков (кроме признаков листьев и ветвления) и уровня их связей (табл.1). Наиболее сильно это сказывается на корреляциях высоты побега и размеров листьев с остальными признаками

Особый интерес представляют данные, характеризующие изменчивость размеров и формы листьев. У 95 растений *L. vulgare* было проведено детальное исследование с использованием телевизионного анализатора изображений (ТАУ; Васильев, Ростова, 1977); анализировали по три листа с каждого растения. У всех растений измеряли расстояние от места с наибольшей шириной до верхушки листовой пластинки (d_m), общее число d зубцов на пластинке (f_s), угол у основания и у верхушки пластинки (u_1, u_2), а также общую длину листа (d_s). В анализ введены три показателя, измеренные с применением ТАУ: общая площадь листа (\sqrt{S}), коэффициент "заполненности" (отношение площади пластинки листа к площади описанного прямоугольника - $\sqrt{S/S_q}$) и коэффициент изрезанности края листа (отношение периметров: P/P_q). Для выявления особенностей изменчивости признаков листьев в индивидуальной изменчивости были вычислены средние для каждого растения показатели (X), для оценки метамерной изменчивости - отклонения

от средних ($x_i - X$). В метамерной изменчивости по сравнению с индивидуальной обнаружено увеличение размаха варьирования и значительно более высокая ее согласованность (табл. 3).

Сравнение структуры связей у разных групп листьев, а также в индивидуальной и метамерной изменчивости показало довольно значительные различия между матрицами (общее сходство 74%). Положение листа на побеге слабо влияет на структуру матрицы; сильнее всего различаются матрицы метамерной и индивидуальной изменчивости (40%). Признаки размеров листьев образуют основную плеяду в индивидуальной изменчивости, зубчатость листа и коэффициент изрезанности коррелируют с его размерами. В изменчивости листьев по побегу наиболее сильные связи объединяют все характеристики их формы, степени расчлененности края пластинки.

Таблица 3 Индивидуальная и метамерная изменчивость размеров и формы листьев *L. vulgare* (95 растений, 285 листьев)

Признаки	Между растениями		По побегу	
	CV	$R^2_{от}$	CV	$R^2_{от}$
vS	15,2	0,163	19,7	0,220
d	18,1	0,142	25,9	0,287
d/e	15,3	0,083	28,4	0,504
d_m/d	12,7	0,053	23,1	0,398
e	17,4	0,155	25,0	0,392
e_1/e	10,6	0,039	13,5	0,094
f_s	23,3	0,091	29,6	0,131
f	21,7	0,038	22,1	0,274
u_1	24,3	0,080	36,8	0,434
u_2	12,8	0,059	14,7	0,399
vS/S_q	6,7	0,036	9,6	0,389
P/P_q	7,2	0,047	8,1	0,301
Среднее	15,4	0,082	21,4	0,319

Изучение трех видов нивяника в природных популяциях и в посеве показало значительную зависимость особенностей общей и согласованной изменчивости от внешних факторов. Наибольшие различия по структуре изменчивости обнаружены между выборками из контрастных биотопов; отличия *L. waldsteinii* по форме листьев отражаются и на особенностях корреляций их признаков. В индивидуальной изменчивости наиболее стабильна структура связей сильно детерминированных признаков, хотя при сопоставлении разных видов это соотношение изменяется. Сильно различаются корреляционные матрицы, описывающие согласованность изменчивости разного уровня организации: внутри- и межпопуляционную, индивидуальную и метамерную.

3.3 Погрэмки *Rhinanthus major* (s. l.) и *R. minor* (s. l.)

Исследованы корреляции 17 признаков побега в 41 выборке *Rhinanthus major* и 22 выборках *R. minor*; сборы обоих видов: Карелия (Морская Биологическая станция СПбГУ) и Ленинградская область, а *R. major* - Окский заповедник. В основном исследовании использовали 12 признаков; объем выборок - не меньше 50 растений.

У обоих видов обнаружены различия уровня и структуры связей между регионами и местообитаниями, а также по срокам сбора. Более сильные связи характеризуют выборки из Карелии, а в пределах региона - сборы в период интенсивного роста (начало цветения).

3.4 Песчаные гвоздики *Dianthus arenarius* и *D. borussicus*

В 10 выборках из популяций песчаных гвоздик исследованы корреляции признаков побега и цветка (всего 27 признаков). У *D. arenarius* различия между популяциями и по средним значениям, и по корреляционным матрицам выражены слабее, чем у *D. borussicus*.

3.5 Виды р. *Veronica*; 3.6 Виды и формы р. *Odontites*; 3.7 Виды р. *Gymnadenia*

У пяти видов из разных секций р. *Veronica* (по две выборки каждого вида; Колосова, Ростова, 1990), пяти форм из трех видов р. *Odontites* и трех видов р. *Gymnadenia* исследованы корреляции признаков побега и цветка. У вероник обнаруженные различия корреляционных матриц разных видов соответствуют различиям структуры соцветия, в свою очередь определяемой спецификой опыления; разных выборок в пределах вида - условиям среды и сроками сбора растений. Степень различий по структуре связей у зубчаток согласуется с масштабами изменений структуры побега.

3.8 Береза Радде *Betula raddeana*

Исследованы корреляции признаков листа и соцветия на удлинённых и укороченных побегах в пределах кроны, в индивидуальной и межпопуляционной изменчивости (Дибиров, 1978, 1981; Дибиров, Ростова, 1985). В модельных популяциях наиболее отличающаяся от «типичной» структура связей обнаружена у особей предположительно гибридного происхождения.

3.9 Виды р. *Ranunculus*

Корреляции между характеристиками строения листовой пластинки у девяти видов р. *Ranunculus*, встречающихся в Ленинградской области (Борисовская, Павловская, 1987) исследованы в индивидуальной, межвидовой изменчивости и метамерной изменчивости в пределах побега.

3.10 Внутривидовая изменчивость при антропогенных воздействиях

Исследованы выборки из популяций *Phragmites australis* (Ленинградская обл., окрестности Лондона) и *P.karka* (Бангладеш) в точках с разным уровнем загрязнения (Барман, 1992, 1993; Rostova et al., 1996), а также *Euphrasia stricta* (Ростова, Гусарова, 1989), *Trifolium repens* и *Viola tricolor* из зоны Чернобыльской АЭС. Изменения связей между исследованными признаками были обусловлены как уровнем загрязнения среды, так и различиями между биотопами.

Глава 4

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ СИСТЕМЫ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ

15-20 лет назад, когда это исследование только начиналось, различия в корреляциях зачастую рассматривали как случайное явление. В настоящее время можно считать доказанным, что изменения корреляций между признаками - такой же реальный факт, как изменения значений самих исследуемых признаков. Перестройки биологических систем под непосредственным воздействием факторов среды или в историческом развитии не ограничиваются изменениями составляющих их элементов, но отражаются и на взаимосвязях между ними. Примеры таких изменений найдены у растений не только в изменчивости морфологических признаков, но и по характеристикам анатомического строения, биохимическим показателям. В довольно многочисленных исследованиях зоологов также обнаружены изменения корреляций: у позвоночных животных - по экстерьерным, остеологическим признакам (Olsen, Miller, 1958; Gebler, 1978; Россолимо, 1985; Россолимо, Павлинов, 1976, 1977а,б; Leamy, 1977, 1980, 1988 и др.), по особенностям поведения (Hegmann, DeFries, 1970; Arnold, 1981; Brodie, 1993), у беспозвоночных - по особенностям строения и окраски (Бродский с соавторами, 1979; Глотов, Тараканов, 1985; Савченко с соавт., 1985, 1988; Wilkinson, et al., 1990; Kingsolver, Wiernasz, 1991 и др.).

Если сам факт изменений системы связей можно считать доказанным, то масштабы этих изменений, их направленность, связь между изменениями средних значений, размаха варьирования и преобразованиями корреляций исследованы недостаточно. Особый интерес представляет оценка степени пластичности корреляций разных признаков, особенности изменений корреляций на внутри- и межпопуляционном уровне. Сравнительный анализ корреляционных матриц, основанный на эвристическом подходе, позволяет не только количественно оценить степень их сходства, но и получить ординацию этих матриц, а по ней проследить направление изменений.

При сопоставлении изменений средних значений комплекса исследованных признаков и корреляций между ними в подавляющем большинстве случаев удается обнаружить параллелизм между силой действия фактора и выявляемыми изменениями корреляционных матриц. Степень различий между корреляционными матрицами нарастает с увеличением силы внешних воздействий и различий между сравниваемыми объектами. Так например, в экспериментах с культурным подсолнечником, рисом, клещевинной ординация матриц корреляции соответствовала последовательному изменению площади питания, числа растений в гнезде. Воздействие химических мутагенов на растения риса гораздо менее значительно, чем воздействие гамма-облучения - и сравнение корреляционных матриц также демонстрирует различия в силе воздействия этих факторов. У видов р. *Leucanthemum*, *Veronica*, видов и форм *Odontites* чем более выражены различия по характеристикам побега, соцветия и цветка, тем сильнее изменения силы и структуры корреляций. Изменения матриц корреляции у *Leucanthemum vulgare* и *L. waldsteinii*, *Rhinanthus major* (s.l.) и *R. minor* (s.l.) соответствуют различиям между выборками из контрастных местообитаний (у погремков и из разных регионов), а у *Phragmites australis* и *P. karka*, травянистых растений из зоны Чернобыльской АЭС - степени антропогенного воздействия. Такое соответствие подтверждает объективность выявленных изменений системы связей, их зависимость от внешних воздействий и генотипических различий между исследуемыми объектами.

Разные периоды онтогенеза также характеризуются определенными изменениями силы и структуры связей между исследованными признаками. Значительные различия обнаружены между корреляциями в индивидуальной и метамерной изменчивости. Наконец, сравнение корреляций в индивидуальной изменчивости, преимущественно определяемой морфогенетическими зависимостями, и - в межгрупповой, включающей генотипические различия разных масштабов, также выявляет влияние природы изменчивости на особенности матриц. Таким образом, можно утверждать, что различия не только между изучаемыми объектами и условиями среды, но также между видами изменчивости, исследуемыми на одних и тех же объектах, отражаются на системе связей.

4.1 Корреляции и изменчивость

Степень проявления согласованности изменчивости в значительной степени зависит от общего размаха варьирования. Такие показатели изменчивости, как средние коэффициенты вариации и детерминации могут использоваться для характеристики уровня и согласованности варьирования всего комплекса исследуемых признаков, а также для сопоставления особенностей изменчивости отдельных признаков или их групп.

В большинстве случаев при сравнении результатов, полученных в разных условиях (как в экспериментах, так и в природных популяциях), повышение силы связей соответствует увеличению изменчивости. Наиболее четко это проявляется при анализе индивидуального варьирования (рис. 1). В экспериментах с сортами риса, клещевины, при выращивании в разных пунктах и в разные сезоны гибридов яровой пшеницы и сортов озимой ржи условия, вызывающие увеличение размаха варьирования приводят и к повышению силы связей. В природных популяциях видов нивяника, погремков, вероник обнаружены аналогичные изменения. Различия разных видов изменчивости (в динамике и по дефинитивным значениям признаков, между метамерами и между особями) также проявляются и в общем размахе варьирования, и в детерминированности исследованных признаков.

При сравнении матриц внутри- и межгруппового варьирования, а также разных вариантов последнего параллелизм изменений размаха изменчивости и ее согласованности выявляется менее четко. В некоторых случаях изменения силы связей между признаками гораздо сильнее, чем можно было бы ожидать по различиям в размахе варьирования, и наоборот. Так, в изменчивости образцов подсолнечника наибольшее разнообразие форм из var. *annuus* соответствует высокой детерминированности признаков. Однако сравнение форм масличного подсолнечника показывает, что переход к наиболее продуктивным (f. *primigenius*-f. *ruralis*-f. *pustovoitii*) сопровождается сокращением разнообразия, но и некоторым повышением силы корреляций, в первую очередь - между показателями продуктивности. При наибольшем однообразии образцы крупносемянной f. *armeniaca*, происходящие из горных долин, характеризуются самыми сильными корреляциями (по крайней мере - в условиях Краснодарского края).

Другие примеры анализа межгрупповых корреляций (сорта риса, сорта и гибриды яровой пшеницы, образцы озимой короткостебельной ржи; межпопуляционные корреляции у видов нивяника, погремков и песчаных гвоздик, березы Радде и лютиков) также свидетельствуют об усилении связей по сравнению с индивидуальной изменчивостью. Следует отметить, что и в межгрупповой изменчивости условия среды влияют на силу связей (сорта и гибриды пшеницы).

На особенности варьирования влияют и возрастные изменения: в период интенсивного роста наиболее сильно проявляется взаимосвязанность, согласованность изменчивости (выборки погремков в начале и конце периода цветения; то же у очанок - Гусарова, 1992; растущие и закончившие рост листья *Briophyllum* - Васильев, Ростова, 1977; у животных - возрастные группы; Leamy, 1977, 1988 и др.).

Повышение согласованности изменений наблюдается при переходе от индивидуальной к внутривидовой (метамерной) изменчивости (листья нивяника, лютиков). При этом, если в первом случае выявляется преимущественно повышение силы связей, то в метамерной изменчивости возможны и значительные изменения их структуры по сравнению с индивидуальной. Исследование изменчивости побегов одного и того же растения (*Dianthus arenarius*, *D. borussicus*), в кроне у древесных растений (*Betula raddeana*) показало, что она более сходна с индивидуальной как по размаху варьирования так и по силе, и по структуре связей.

Таким образом, в различающихся условиях среды, а также в разных видах изменчивости и у разных объектов изменения силы связей между исследованными признаками в значительной степени определяются изменениями размаха их варьирования.

4.2 Специфика изменчивости разных признаков

В исследованиях биологов широко используется разделение признаков на группы по их относительной изменчивости, причем различия между этими группами интерпретируются как отражение степени зависимости от влияния внешних факторов (Мамаев, 1973). Предполагается, что размах варьирования того или иного признака достаточно стабилен и группировка сохраняется на разных уровнях организации (в пределах особи - в популяции - в ареале) и в разных таксонах, т. е. особенности изменчивости определяются спецификой признака.

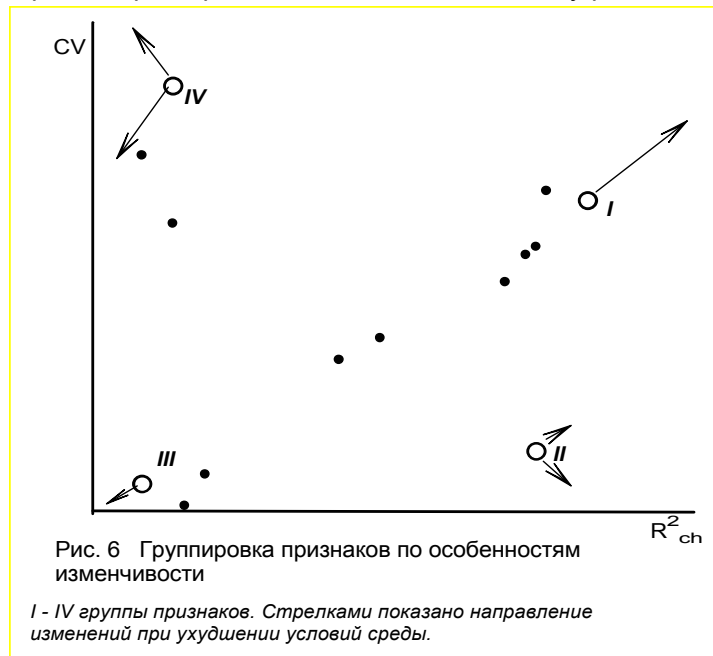
Поскольку сравнение корреляционных матриц показало связь между размахом варьирования и степенью его согласованности в среднем для комплекса признаков, аналогичное сопоставление было проведено и для отдельных признаков.

Хотя а priori высказывались предположения о большей стабильности сильных связей (например: Россоломо, Павлинов, 1976) они не подтвердились. Сопоставление силы и изменчивости отдельных коэффициентов корреляции, проведенное в наших исследованиях, не обнаружило каких-либо определенных закономерностей: среди наиболее варьирующих были как самые сильные, так и слабые связи.

Как показали результаты наших исследований, разные группы признаков характеризуются не только определенным уровнем варьирования, но также и степенью его согласованности. Анализ изменений силы и структуры связей отдельных признаков и их сопоставление с различиями по средним значениям и по размаху варьирования позволил выявить специфику "поведения" отдельных признаков и их групп. Специфичность признаков выражается в соотношении их изменчивости и детерминированности в одинаковых условиях среды, а также в особенностях преобразований при различных воздействиях.

Так, сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминированности являются индикаторами системной адаптивной изменчивости организмов (рис.6; группа I). Например, общие размерные характеристики побега и его частей у растений

наиболее изменчивы и сильнее всего коррелируют друг с другом; еще сильнее эти особенности выражены у таких показателей как объем, площадь, масса, у признаков продуктивности. Изменчивость и, соответственно, корреляции ширины или толщины органов и частей выше и в большей степени зависят от изменений условий среды, чем у их длины. Характерный пример: длина и ширина листовой пластинки у цветковых растений, не только у двудольных, но также у злаков (*Triticum aestivum*, *Phragmites angustifolium*, *P. karka*). Изменения формы



листьев у близких форм (виды *Leucanthemum vulgare*, *L. waldsteinii*, *L. subalpinum*) влияют не только на силу связи между их длиной и шириной, но и на степень зависимости индекса удлиненности от каждого из них. Другой пример - размеры семян у *Helianthus annuus* и *Viola tricolor*: их длина также более стабильна и независима, чем ширина и особенно - масса. Толщина (диаметр) побега во многих случаях оказалась очень чувствительным индикатором изменений всего побега (его размеров, облиственности, развития соцветия) при воздействии внешних факторов (*Helianthus annuus*, виды *p. Veronica*, *Trifolium repens*). Размеры и особенности строения черешка листа более изменчивы и скоррелированы, чем аналогичные характеристики пластинки.

Высокая детерминированность при относительно незначительном варьировании характерна для признаков, изменения которых являются ключевыми для организма в целом или отдельного органа (на схеме группа II). Так, число метамеров вегетативной части годичного побега у всех исследованных видов является относительно слабо изменчивым и в то же время сильно детерминированным показателем, наиболее коррелирующим с длительностью периода от начала вегетации до цветения и, соответственно, с общими размерами побега, соцветия, особенно у однолетних растений (подсолнечник, погребки), слабее - на годичных побегах многолетних форм (нивяник). Среди структурных характеристик листовой пластинки таким признаком является число клеточных генераций клеток эпидермы.

Постепенное снижение и размаха варьирования, и уровня связей признаков соответствует повышению автономизированности их развития, во многих случаях и более раннему завершению формирования соответствующих структур в онтогенезе и(или) преимущественно генотипическому их определению (на схеме от I к III группе). В III группу попадают характеристики, имеющие преимущественно таксономическое значение: форма листьев, размеры и форма околоцветника. Особое положение занимают признаки, характеризующиеся сильным варьированием, которое слабо согласовано с изменениями других (группа IV). Изменчивость таких признаков определяется преимущественно влиянием внешних факторов. Как правило, к этой группе относятся показатели развития "избыточных" структур: например, степень ветвистости побега, интенсивность кущения у злаков. Изменения таких признаков могут служить чувствительным индикатором даже относительно слабых внешних воздействий. В некоторых случаях IV группу образуют признаки, измерение которых не очень четко определено или - которые отличаются плохой сохранностью в измеряемом материале. В эту же группу попадают признаки, по которым существует внутривидовой полиморфизм (окраска каймы листочков обертки, а также антоциановая окраска и опушенность побега у *Leucanthemum vulgare*).

Таким образом, по особенностям общей и согласованной изменчивости можно условно выделить следующие группы: I - эколого-биологические системные индикаторы - признаки, отражающие согласованную изменчивость в неоднородной среде, II - биологические индикаторы - "ключевые" показатели, изменения которых определяют общее состояние системы, III - генотипические (таксономические) индикаторы, IV - экологические индикаторы, изменения которых слабо согласованы с общей системой организма.

В экологических исследованиях при поиске самых чувствительных к изменениям среды показателей наиболее полезны признаки IV группы, если же в задачу исследования входит выявление системных адаптивных реакций - I или II группы. Для

таксономических исследований в первую очередь подходят признаки, в индивидуальной изменчивости относящиеся к III группе.

Следует отметить, что хотя описанная группировка получена в основном при изучении индивидуальной фенотипической изменчивости, однако применение предложенных нами принципов в работе А.А. Паутова (1996) при исследовании закономерностей преобразования структуры листа в эволюции р. *Populus* (т. е. изменчивости видов в пределах рода) позволило разделить все признаки на группы с разным адаптивным и таксономическим значением. Исследование 24 видов р. *Aegilops* (Гаврилова, 1988) показало, что в разных секциях рода, различающихся по соотношению перекрестного или самоопыления резко изменяется размах варьирования и уровень детерминированности показателей завязываемости и некоторых морфологических признаков колоса и побега.

4.3 Влияние условий среды и генотипических различий

Как показывают результаты проведенного исследования, в некоторых случаях изменение размаха варьирования и корреляций оказывается не менее чувствительным индикатором влияния условий на биологические системы, чем изменение средних значений. Ухудшение условий среды вызывает, как правило, увеличение размаха изменчивости и повышение детерминированности.

В большинстве случаев в условиях, неблагоприятных для роста и развития, изменения системы взаимосвязей выражаются главным образом в их усилении; например, изменчивость и детерминированность признаков годового побега растений *Leucanthemum vulgare* в природных популяциях и при их экспериментальном выращивании (в оптимальных условиях), а также результаты, полученные в экспериментах с изменением площади питания у подсолнечника, клецевины и риса. Дефицит ресурсов, особенно при конкурентных отношениях между растениями, увеличивает размах варьирования большинства признаков побега и приводит к более сильному проявлению их взаимосвязей. Если под влиянием условий среды замедляется рост и развитие растений, то возникает отрицательная корреляция между длительностью вегетативной фазы и показателями продуктивности (размерами соцветия, массой и числом семян у подсолнечника и клецевины; у льна - с размерами вегетативной части и всего побега, размерами и интенсивностью ветвления соцветия). Хотя в большинстве случаев размер семян (для культурных форм - масса 1000 семян) является очень стабилизированной характеристикой, в условиях загущения у подсолнечника обнаруживается его зависимость от размеров листовой пластинки.

Рассмотренные результаты позволяют предположить, что первоначальная реакция системы взаимосвязей на внешние воздействия состоит в более или менее пропорциональном изменении уровня большинства связей, т. е. при ухудшении условий - в повышении внутривидовых связей, усилении корреляций между признаками, входящими в "ядро" плеяды и "примыкающими" к нему. Более существенные изменения среды, выходящие за пределы адаптивной нормы реакции, приводят к перегруппировке признаков в корреляционных плеядах, смене признаков-индикаторов, изменению направления зависимостей, т. е. к существенным изменениям структуры взаимосвязей.

Таким образом повышение силы связей может быть индикатором или повышения дискомфорта среды (в исследованиях на одном и том же объекте), или снижения адаптивности исследуемых организмов (в ряду близких, но генотипически различающихся форм).

Следует отметить, что используя иной подход и другие приемы анализа при исследовании кардиологических, иммунологических данных и наркологической зависимости В.В. Шакин (1991; см. также Модели..., 1989; Svirizhev, Shakin, 1989; Shakin et al., 1990) тоже обнаружил повышение согласованности между параметрами биосистем, возрастание "жесткости" этих систем с приближением к зоне экстремальных условий. В медицинских (Баевский, 1979; Лебедев, Понякина, 1988) и экологических исследованиях (Петрушенко и др., 1981; Горбань, Петушкова, 1987) также упоминаются аналогичные изменения.

Чрезвычайно важно отметить, что признаки значительно различаются по степени стабильности и уровня, и структуры их связей, т. е. отмеченные закономерности могут проявляться в различной степени при разном наборе исследуемых показателей. Если при сравнении отдельных коэффициентов корреляции не удалось обнаружить определенной закономерности в их изменениях, то специфика признаков проявляется достаточно четко: как правило, стабильность структуры связей возрастает с повышением детерминированности соответствующих признаков. При четком выделении корреляционных плеяд можно считать, что внутривплеядные связи являются более стабильными по сравнению с межплеядными. Однако при сравнительном постоянстве состава плеяд сила связей внутри них, а также между признаками, образующими "ядро" плеяды и - примыкающими к нему, может колебаться весьма значительно.

В наибольшей степени повышение изменчивости и детерминированности при воздействии неблагоприятных условий проявляется в характере варьирования эколого-биологических индикаторов. При этом экологические индикаторы также становятся более изменчивыми, но их детерминированность может возрасти (число неразвитых цветков в соцветии у погремков), а может и снизиться (признаки ветвления). У более стабильных и слабо детерминированных признаков в неблагоприятных условиях еще сильнее проявляется их автономизированность.

Слабо детерминированные признаки в общей структуре корреляционных матриц являются как бы "сателлитами" основных корреляционных плеяд, при этом их связи с признаками, составляющими ядра плеяд, весьма изменчивы и по силе, и по структуре. Во многих случаях они слабо связаны не с одной, а с двумя-тремя плеядами и степень зависимости от той или иной плеяды изменяется в зависимости от условий (или от различий между объектами исследования).

Особое положение занимают сильно детерминированные признаки с высокой изменчивостью структуры корреляций. Наиболее типичный пример такого признака - семенная продуктивность с площади посева (гибриды подсолнечника в разных погодных условиях), сходные особенности отмечены для изменчивости связей диаметра побега (подсолнечник; виды вероник; клевер в зоне Чернобыльской АЭС). Оба признака в зависимости от условий среды могут занимать положение "между" основными корреляционными плеядами или входить в состав одной из них. Семенная продуктивность - важнейший адаптивный признак, определяющий уровень воспроизводства популяции. Диаметр побега коррелирует и с его разрастанием в длину, и с интенсивностью морфогенеза (числом метамеров). Повидимому, для таких признаков пластичность структуры их корреляций является необходимым условием, определяющим успешность адаптации растений к изменчивым условиям среды (множественное обеспечение надежной реализации).

У сильно изменчивых и слабо детерминированных признаков при ухудшении условий среды, наоборот, еще более снижается уровень детерминированности. Таким образом, основные системные (адаптивно важные!) признаки еще сильнее демонстрируют свою интегрированность в систему (I и II группы), "избыточные" - "выпадают" из системы (IV), а автономизированные - еще более стабилизируются (III).

Если при внешних воздействиях изменения силы связей (среднее по всей матрице или у отдельных признаков), как правило, происходят одновременно с расширением или сужением размаха варьирования, то при сравнении генотипически различающихся форм не обнаружено такого параллелизма. Это проявляется как при минимальных изменениях генотипа (введение генов короткостебельности у мягкой яровой пшеницы), так и при сравнении различных внутривидовых форм и близких таксонов (формы и разновидности *Helianthus annuus*, виды р. *Leucanthemum*, *Rhinanthus*, *Odontites* и др.).

Различия системы корреляций в индивидуальной изменчивости у генотипически различающихся форм по масштабу сопоставимы с результатами внешних воздействий. В некоторых случаях (гибриды подсолнечника от разных отцовских форм и в разные годы; гибриды яровой пшеницы в Западной Сибири и др.) различия погодных условий превосходят по силе воздействия генотипические различия. Следует также отметить сходство в направлении изменений структуры связей у генотипически близких форм (*Leucanthemum vulgare* и *L. waldsteinii*, *Rhinanthus major* и *R. minor*).

Степень проявления различий в характере изменчивости и системе корреляций у генотипически различающихся форм (сортов, видов) также зависит от внешних воздействий: в неблагоприятных условиях различия между матрицами корреляции по уровню и по структуре связей в значительной степени нивелируются (подсолнечник - наименьшая площадь питания, озимая рожь - годы с неблагоприятными погодными условиями). Аналогичные тенденции обнаружены и в природных популяциях: более сходны между собой по структуре корреляций матрицы выборок, собранных в местообитаниях, условия которых вызывают угнетение роста растений (популяции *Leucanthemum vulgare*, *Rhinanthus major*, *R. minor* в сухих открытых биотопах). Таким образом, в изменениях системы взаимосвязей, как и в изменчивости значений отдельных признаков, проявляется взаимодействие генотип-среда. Масштаб выявляемых изменений зависит как от силы внешних воздействий, так и от особенностей исследуемых признаков.

Специфической характеристикой генотипически различающихся форм является степень пластичности системы взаимосвязей: у подсолнечника, риса, клеверины разные сорта (разновидности), у яровой пшеницы - группы сортов разного уровня селекции различались по изменчивости уровня и структуры корреляций под влиянием одних и тех же внешних воздействий. Во всех случаях формы, подвергавшиеся более жесткой селекции, отличались более высоким уровнем и менее пластичной структурой корреляций. В природных популяциях разных видов песчаных гвоздик и в меньшей степени у погремков также обнаружены различия по изменчивости структуры связей между исследованными признаками. Возможно, пластичность регуляторных механизмов, внешне проявляющаяся в изменениях структуры корреляционных матриц, представляет своеобразную форму адаптации. Более высокая пластичность структуры взаимосвязей обеспечивает эврибионтность соответствующих форм. Жесткий искусственный отбор у высокопродуктивных сортов культурных растений, так

же как эволюция в направлении более узкой специализации, вызывают не только сокращение размаха внутрипопуляционной изменчивости, но и утрату (или снижение) пластичности системы взаимосвязей.

В задачу данного исследования не входило сравнение фенотипических и генетических корреляций и специальный анализ последних, однако по некоторым данным удалось сопоставить индивидуальную и межлинейную (изогенные линии пшеницы), межсортовую (подсолнечник, рис, яровая пшеница, рапс и др.), межпопуляционную (нивяник, погремки) изменчивость и корреляции. Как правило, межгрупповая изменчивость отличалась повышением согласованности, т. е. более сильными связями. При этом повышение детерминированности большинства признаков не всегда сопровождается соответствующим увеличением размаха варьирования, а если такое соответствие и наблюдается, масштабы изменения силы связей гораздо больше.

Отличия по силе и структуре связей межгрупповой изменчивости от индивидуальной весьма значительны: во всех случаях они превосходят различия между разными матрицами индивидуального варьирования. Однако сравнение корреляционных матриц индивидуальной изменчивости и соответствующих им генотипических (подсолнечник, озимая рожь) показывает, что условия среды, определяя размах варьирования отдельных признаков и их групп, влияют на силу и структуру и фенотипических, и генотипических взаимосвязей. В то же время и в фено-, и в генотипических корреляциях сохраняется специфика, присущая разным формам и разновидностям (подсолнечник, виды нивяника). Скорее всего, основные морфогенетические взаимосвязи, проявляющиеся в индивидуальном развитии, определяющие формирование специфического "морфотипа" особей, сохраняются и в межгрупповой изменчивости.

Исследование генотипических корреляций создает значительно больше сложных проблем (по сравнению с корреляциями в индивидуальной изменчивости) и прежде всего они касаются состава исходной выборки. Например, анализ межсортовых корреляций у риса с включением карликовых форм и без них, только короткостебельных сортов озимой ржи или этих сортов вместе с линиями дал сильно различающиеся результаты. Можно ли считать, что увеличение гетерогенности выборки ведет к изменению корреляций? Скорее всего, оно лишь выявляет некоторые ранее не проявлявшиеся связи за счет изменения масштаба анализируемой изменчивости.

4.4 Корреляции и эволюция

Корреляции между элементами живых систем (наиболее изучено - для организмов) важны для определения их адаптивности, успеха в воспроизведении и оказывают серьезное влияние на дальнейшую эволюцию (потенциал изменчивости, определение темпа и направления дальнейших преобразований). Не случайно в последнее время особый интерес привлекают модели эволюции, построенные на основе не элементарных, а комплексных изменений. Однако, признавая роль согласованности изменений в процессе эволюции, некоторые авторы не учитывают возможные изменения этой согласованности. Так R. Lande (1976a,b; 1979, 1980, 1984), предлагает многомерную модель эволюционных преобразований основанную на стабильности генетических корреляций, в значительной степени присоединяется к этому мнению в своих обобщающих работах J. Cheverud (1982, 1984, 1988a,b),

принимают основные положения, указывая лишь на необходимость более детального анализа всех исходных параметров Hong-Wen Deng, T. Kibota (1995).

В противоположность воззрениям Lande и других авторов B. Riska (1986) рассматривает возможности изменения корреляций между морфологическими признаками при эволюционных преобразованиях онтогенеза. Автор считает, что наиболее вероятно при этом ослабление первоначально сильных связей. В свою очередь это позволяет "освободившемуся" признаку стать самостоятельным объектом естественного отбора.

Теоретические соображения о соотношении изменения корреляций между признаками в эволюции (межвидовые корреляции) и вариантами отбора, формами эволюционных преобразований разбирают T. Hansen, E. Martins (1996). Авторы считают, что при дивергенции в любых моделях эволюции межвидовая ковариация убывает, но этот процесс может происходить линейно или по экспоненте (например, при стабилизирующем отборе дополняемом генетическим дрейфом).

Хотя современные исследования опираются на более детальный и основанный на количественных оценках анализ, нам кажутся гораздо более обоснованными воззрения на адаптивное значение корреляций и их возможные изменения в процессе эволюции, высказанные И.И. Шмальгаузенем (1938). Так, рассматривая основные направления эволюции, он подчеркивал, что прогрессивное усложнение организации связано с необходимым повышением уровня интеграции, с развитием более сложных систем взаимосвязей. В процессе эволюции совершенствуется и согласованность между изменениями организмов и условиями внешней среды, и коадаптация друг к другу частей самого организма. Основное направление прогрессивной эволюции характеризуется увеличением дифференциации в строении и интеграции в формировании целостного организма. Шмальгаузен также указывает, что в процессе дивергенции форм и их дальнейшей эволюции более устойчивыми и стабильно проявляющимися должны быть общие зависимости по сравнению с частными.

По-видимому, пока еще недостаточно данных для перехода от общих соображений о возможных путях эволюции корреляционных систем к анализу конкретных изменений. Однако можно предположить, что изменения корреляций в индивидуальном варьировании, а также у генотипически различающихся объектов в некоторой степени демонстрируют возможные направления преобразований. Повышение силы связей приводит к общему возрастанию интегрированности и жесткости системы. Ослабление связей у части элементов может быть результатом стабилизирующего отбора по определенным признакам. В процессе дивергенции возможно не только сокращение размаха варьирования, но и его увеличение, причем это касается и внутри-, и межвидовой изменчивости. В то же время повышение общей интегрированности живых систем в процессе их прогрессивной эволюции не исключает относительной независимости варьирования отдельных частей (элементов). В одних случаях эта "самостоятельность" изменчивости может быть обусловлена снижением адаптивного значения такого элемента (признака), в других, наоборот - исключительной важностью его роли. Соответственно, признаки с низким адаптивным значением, не подвергающиеся давлению отбора, отличаются не только слабой интегрированностью, но и значительным размахом варьирования. Независимость адаптивно значимых признаков проявляется в максимальном сокращении индивидуальной изменчивости, но сменяется высокой интегрированностью при анализе межвидовых (межгенотипических) взаимосвязей.

Что более пластично: сами признаки или корреляции между ними? К.М. Завадский (Завадский, Колчинский, 1977) считает несомненной более высокую стабильность в эволюционных процессах именно взаимосвязей. Однако такое утверждение требует некоторой детализации. Действительно, структура взаимосвязей в наиболее существенных своих особенностях довольно стабильна, однако и основные пропорции в строении организма также изменяются лишь при значительных изменениях генотипа. В то же время изменчивость уровня связей - весьма распространенное явление, как и количественные сдвиги в выраженности и отдельных признаков, и целых комплексов даже при замене отдельных аллелей одного единственного гена. Кроме того, следует иметь ввиду обнаруженную возможность буферной роли пластичности структуры связей, которая снижает влияние внешних факторов на выраженность признаков. По-видимому, эта проблема требует специального исследования.

4.5 Заключение

Несмотря на то, что основным результатом данного исследования является выявление разнообразных изменений системы взаимосвязей, это не должно привести к отказу от использования корреляционного анализа как дающего "ненадежные" результаты. Если отдельные коэффициенты корреляции могут изменяться в весьма широких пределах у разных объектов или под влиянием изменений в условиях среды, то система взаимосвязей в целом оказывается достаточно устойчивой по основным своим параметрам. Группировка исследуемых признаков (состав корреляционных плеяд) обладает значительным консерватизмом, хотя уровень как внутри-, так и межплеядных связей довольно изменчив. С другой стороны, дальнейшее развитие исследований и накопление данных об изменениях взаимосвязей может способствовать более глубокому пониманию механизмов адаптационной изменчивости биологических систем.

ВЫВОДЫ

1. Разработан эвристический подход к сравнению матриц корреляции, основанный на принципах многомерного анализа и отдельной оценке сходства по уровню связей и их структуре. Использование этого подхода при сравнении корреляционных матриц у различных объектов (виды и формы из 17 родов) в контролируемых условиях и в природных популяциях выявило значительные изменения системы взаимосвязей, что доказывает его применимость для поставленных целей исследования.

2. Система корреляций между морфологическими признаками у цветковых растений закономерно перестраивается под влиянием внешних воздействий и при генотипических изменениях. Масштабы выявленных различий в матрицах корреляции тем больше, чем сильнее воздействие и чем больше различия между объектами, что позволяет считать их отражением не случайных отклонений, а реальных изменений.

3. Значительные различия обнаружены между корреляциями в индивидуальной и межгрупповой, индивидуальной и метамерной изменчивости морфологических признаков, на разных этапах онтогенеза, в изменчивости дефинитивных значений признаков и в динамике, по реакции на внешние воздействия. Связи в межгрупповой, метамерной и динамической изменчивости в большинстве случаев сильнее, чем в индивидуальной изменчивости дефинитивных значений. Различия по структуре связей

в разных видах изменчивости выражены сильнее, чем между индивидуальной изменчивостью в разных условиях и у форм разной степени родства.

4. Закономерность и определенная направленность изменения взаимосвязей выявляется лишь при сопоставлении полных корреляционных матриц или их частей (внутри- и межплеядные связи, связи отдельных признаков), что доказывает системный характер этих изменений. Анализ изменчивости отдельных коэффициентов корреляции не обнаружил определенной зависимости между силой связи и ее стабильностью.

5. Ухудшение условий среды и снижение адаптированности в большинстве случаев вызывает общее повышение силы связей. Различия по структуре связей соответствуют более значительным воздействиям, приближающимся к экстремальным, и/или - более значительным изменениям генотипа.

6. Анализ относительной изменчивости (CV) и детерминированности (интегрированности - R^2_{ch}) отдельных признаков позволил разделить их на группы, различающиеся по роли экзо- и эндогенных факторов в их варьировании: эколого-биологические, биологические, таксономические и экологические индикаторы.

7. Эколого-биологические индикаторы отражают согласованную изменчивость организмов в неоднородной среде, позже других заканчивают формирование в онтогенезе. Для этой группы характерны максимальный размах варьирования и сильные связи с остальными показателями. Изменения таких признаков характеризуют общее состояние организма как системы. Как правило, именно эти признаки образуют ядра основных корреляционных плеяд.

8. Биологические индикаторы - "ключевые" показатели, изменения которых определяют общее состояние системы. Они характеризуются относительно низким варьированием и близкой к максимальной детерминированностью.

9. Таксономические (генотипические) индикаторы - признаки, стабилизированные в пределах рассматриваемой совокупности, устойчивые к внешним воздействиям. Эти признаки формируются на более ранних фазах онтогенеза и отличаются наибольшей стабильностью и автономностью.

10. Экологические индикаторы - признаки, изменения которых слабо согласованы с общей системой организма, но проявляются даже при сравнительно слабых внешних воздействиях. Признаки этой группы отличает сильное и относительно независимое варьирование. Группа таких признаков может образовывать самостоятельную корреляционную плеяду или примыкать к одной из основных плеяд.

11. Повышение дискомфорта условий среды приводит к увеличению изменчивости эколого-биологических и экологических индикаторов, но у первых повышается и сила их связей с остальными (как за счет внутривидных связей, так и связей с примыкающих к ядру плеяды признаков-"сателлитов"), у вторых возможно повышение детерминированности до определенных пределов, а затем - ее снижение ("выпадение" из системы).

12. У таксономических индикаторов при ухудшении условий не изменяются или слабо изменяются характеристики их изменчивости; в большинстве случаев возрастает их независимость от внешних факторов и от изменчивости признаков других групп.

13. Изменения структуры связей отдельных признаков тем сильнее, чем ниже их детерминированность. Наиболее стабильна структура связей признаков, образующих "ядра" основных корреляционных плеяд (эколого-биологические и биологические

индикаторы); корреляции между ними могут значительно варьировать по силе, но состав плеяд при этом остается постоянным. Высокая изменчивость структуры связей характерна для признаков - "сателлитов" основных плеяд.

14. Особую роль играют признаки, характеризующиеся высоким уровнем связей с остальными и значительной изменчивостью структуры этих связей. Это показатели, имеющие высокое адаптивное значение и, как следствие - пластичную систему зависимостей (множественное обеспечение надежной реализации). В большинстве случаев такие признаки имеют сильные связи не с одной, а с двумя - тремя корреляционными плеядами.

15. Сравнение матриц корреляции у объектов разной степени родства показало общее соответствие между степенью сходства самих объектов и структурой связей исследованных признаков, но аналогичного параллелизма по связям отдельных признаков не обнаружено. Выявленные различия системы корреляций сильнее проявляются в сравнительно благоприятных условиях среды. Повышение "жесткости" системы, вызванное ухудшением условий, нивелирует специфику структуры связей у разных объектов.

16. Различия системы корреляций у разных объектов (форм, таксонов) выражаются также в степени пластичности ее структуры. Более высокая пластичность структуры связей характерна для эврибионтных форм и является дополнительным механизмом адаптации к существованию в разнообразных и/или меняющихся условиях среды. Специализированные группы, сформировавшиеся в результате жесткого отбора (в том числе - сорта культурных растений новейшей селекции), отличаются снижением или утратой этой пластичности.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ (в скобках указаны фамилии соавторов):

1. Изучение корреляций между морфологическими признаками диплоидных и тетраплоидных форм озимой ржи и их устойчивостью к полеганию//Вестн.Ленингр. ун-та. 1976. № 21. С.146-154. (Гладышева Н.М., Смирнов В.Г.)

2. Анализ системы корреляций между морфологическими признаками диплоидных и тетраплоидных форм озимой ржи и их устойчивостью к полеганию//Цитология и генетика. 1977. № 2. С. 145-149. (Гладышева Н.М., Смирнов В.Г.)

3. О некоторых корреляциях признаков листа *Briophyllum* (Crassulaceae). Опыт использования автоматических систем для измерения объектов и обработки данных при морфологических исследованиях//Бот.журн. 1977. Т.62. № 3. С. 319-329. (Васильев Б.Р.)

4. Корреляции структурных признаков внутривидовых фенологических форм и их изменение под воздействием естественного и искусственного отбора//Эвол.теория и проблема "Человек - природа" (материалы симпозиума). Тарту. 1978. С. 89-92.

5. Корреляционный анализ (корреляционные плеяды; метод главных компонент) и проблема системности биологических объектов// Докл.Моск.общества испытателей природы за II полугодие 1978 года. 1980. М. С. 79-82.

6. Изменчивость морфологических признаков//Полевой воробей. Л. 1980. С. 40-56. (Четверикова Т.Г.)

7. Регуляторные и эволюционные перестройки структуры связей между компонентами биологических систем//Методологические проблемы эвол.теории. Тарту. 1984. С. 31-33.

8. Сравнительный анализ корреляционных структур//Исследование биол.систем математическими методами (Тр. Биол. НИИ Ленингр. ун-та. 1985. Вып. .37). С. 37-54.
9. Структура внутрикроновых корреляций между некоторыми морфологическими признаками побегов березы Радде (*Betula raddeana* Trautv.) и ее изменчивость//Там же. С. 75-85. (Дибиров М.Д.)
10. Сравнительный анализ корреляций признаков продуктивности у гибридов подсолнечника//Сельхоз.биология.1985. № 12. С. 64-72.(Анащенко А.В., Рожкова В.А.)
11. Изучение изменчивости морфологических и хозяйственных признаков проса методом факторного анализа//Научно-техн.бюлл. Всес. ин-та растениеводства. 1985. № 150. С. 53-57. (Аристархова М.Л., Курцева А.Ф.)
12. Анализ изменчивости размерных признаков беломорского проходного сига//Морфология и систематика лососевидных рыб, Л., Зоол. ин-та АН СССР. 1985. С. 43-52. (Салманов А.В.)
13. Изменчивость корреляций у культурного подсолнечника. 1. Декоративная форма//Вестн. Ленингр. ун-та . 1986. Вып. 2. № 4. С. 44-57.
14. Структура корреляций элементов продуктивности у низкорослых изогенных линий Новосибирской 67//Сельхоз.биология. 1986. № 8. С. 61-67. (Коваль С.Ф.)
15. Взаимосвязи элементов продуктивности у разных сортов риса в зависимости от условий выращивания//Сельхоз.биология. 1986. № 7. С. 13-20. (Седловский А.И.)
16. Анализ изменчивости размерных показателей и индексов у стальноголового лосося и радужной форели (*Salmo gairdneri* Richardson)//Сб.научн.тр.ВНИОРХ. 1986. Вып..253. С. 75-86.(Салманов А.В., Чаплыгин В.М.)
17. Изменчивость анатомических признаков листа однолетнего подсолнечника//Материалы 1 Всес.совещ. по экологич.анатомии растений. Ташкент. 1987. С. 146-148. (Крылова Е.Г.)
18. Строение листа однолетнего подсолнечника, его изменчивость и детерминированность//Тр. Всес. ин-та растениеводства. 1987. Т. 113. С. 34-41. (Крылова Е.Г.)
19. Корреляции компонентов продуктивности//Физиолого-генетические основы повышения устойчивости и продуктивности с/х растений. Алма-Ата. 1988а. С. 7-9.
20. Корреляционный анализ в популяционных исследованиях//Экология популяций. 1988. М. С. 66-68.
21. Преобразование корреляций признаков в эволюции культурного подсолнечника//Проблемы микроэволюции. М. 1988. С. 48-49. (Анащенко А.В.)
22. Морфометрические особенности амударьинской форели (*Salmo trutta oxianus* Kessler, *Salmonidae*)//Тр.Зоол.ин-та АН СССР. 1988. Т. 181. С. 73-95. (Салманов А.В., Дорофеева Е.А.)
23. Использование многомерного анализа для выявления взаимосвязей сортов яблони домашней по химическому составу плодов//Бюлл. Всес. ин-та растениеводства . 1988. Вып. 180. С. 57-63. (Самородова-Бианки Г.Б.)
24. Correlations of components crop capacity and their changes//Internat.Symposium "Evolutional Biology - theory and practice (Plzen, Czechoslovakia, 1988). Plzen. 1988. P. 42-44.
25. Изучение корреляций признаков у сублиний и гибридов F1 подсолнечника//Бюлл. Всес. ин-та растениеводства. 1989. Вып. 189. С. 59-62. (Виличку Ф.К., Анащенко А.В.)
26. Генотипические и экологические корреляции некоторых признаков льна-долгунца//Тр. по прикл.ботанике, генетике и селекции. 1989. Т. 125. С. 56-64. (Брач Н.Б.)

27. Морфологические особенности листьев очанки гребенчатой Н.С на участках с разным уровнем радиации//Тезисы 1 Всес.радиобиологического съезда. 1989. Т. 5. С. 1210-1211. (Гусарова Г.Л.)
28. Экологическая и таксономическая изменчивость систем корреляций на примере вероник//Генетика хозяйственно-ценных признаков высших растений. Новосибирск. 1990. С. 53-87. (Колосова Л.Д.)
29. Система внутривидовых корреляций и ее изменчивость//Проблемы устойчивости биологических систем (Тезисы докладов Всесоюзной школы). Севастополь. 1990. С. 63-66.
30. Морфологическая изменчивость в популяциях травянистых растений из зоны ЧАЭС//Проблемы прикладной радиобиологии растений. Чернигов. 1990. С. 97.
31. Корреляции морфологических признаков и их изменчивость//Материалы II Всес.совещ. по экологической анатомии растений. Владивосток. 1990в. С. 142-144.
32. Correlation variability and its role in evolution//"Evolutionary biology: theory and practice". Praga. 1990. Vol. 2. P. 91-97.
33. Корреляционный анализ в популяционных исследованиях//Экология популяций. М. 1991. С. 69-86.
34. Корреляционный и факторный анализ морфологических и хозяйственных признаков рапса//Сельскохозяйственная биология. 1991. № 4. С. 129-135. (Анащенко А.В.)
35. Эколого-географическая изменчивость признаков у сортов рапса и сурепицы//Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1991. Т. 144. С. 112-128. (Анащенко А.В., Гаврилова В.А., Дубовская А.Г. и др.)
36. Изменчивость взаимосвязей компонентов продуктивности разных сортов риса после обработки мутагенами// Сельскохозяйственная биология. 1991. № 3. С. 100-107. (Седловский А.И.)
37. Variability of correlation's system in species and populations//VI meeting on the project "Species and its productivity in the distribution area" (UNESCO programme "Man and Biosphere"). 1993. СПб. С. 363-364.
38. Changes of correlation systems of living organisms as an instrument for bioindication//Sustainable development: System analysis in ecology, Conference abstracts. 1996. P. 85.
39. Пластичность структуры взаимосвязей - дополнительный критерий аргументности популяций//Тр.Международ.конф.по анатомии и морфологии растений. СПб. 1997. С. 310.
40. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. I. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* Lam.//Ботан.журн. 1999. Т. 84, № 11. С. 50-66.
41. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. II. Популяции видов рода *Leucanthemum* (*Asteraceae*) в природе и в условиях культивирования//Ботан.журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 46-67.
42. Корреляции (структура и изменчивость)//Тр.Санкт-Петербургского Общества естествоиспытателей. 2002. Серия 1 (Общие вопросы). Т. 94. 308 с.