

УДК 578.087.1+575:591.526

В. И. Авдеев

**Показатели изменчивости и связи количественных признаков у особей и популяций растений**

На ряде древесных плодовых видов (*Juglans L.*, *Amygdalus L.*, *Crataegus L.*, *Pyrus L.*) изучены изменчивость и связи количественных признаков плода, обсуждаются показатели стабилизации этих признаков на уровне особи и популяции.

**Ключевые слова:** растения, особь, популяция, признаки плода, биостатистика.

Онтогенез, т.е. индивидуальное развитие организма, уже около 80 лет является объектом исследования различных биологических наук и научных направлений, возникших под влиянием фундаментальных работ известного отечественного зоолога и эволюциониста И. И. Шмальгаузена [1]. На растениях эти исследования начаты более 50 лет назад ([2] и др.), однако они ограничены расчетом уравнений регрессии, показателей изменчивости, корреляций ряда важных количественных признаков, не затрагивая такой важной проблемы, как стабилизация этих признаков в онтогенезе [3]. В теоретической биологии при изучении онтогенетических признаков особое внимание уделяют системным (сложным) признакам, структурам. Внутри них можно выделить ряд вариантов соотношения сложного признака и его частей, компонентов [4]. Интерес к сложным признакам оказывается перспективным, так как на этой основе можно разрешить ряд проблем генетики, селекции, теоретической морфологии, теории эволюции [4, 5]. Данному вопросу и посвящена настоящая статья.

При полной независимости всех компонентов сложного признака (тогда их корреляции равны нулю) соотношение у сложного признака коэффициента вариации ( $V\%$ ), среднего значения ( $M$ ) и среднего квадратичного отклонения ( $\sigma$ ) будет выражено, по М. Суле [5], такой формулой:

$$V = 100\sigma\sqrt{1/M}. \quad (1)$$

При этом заметим, что М. Суле дает следующую и не совсем точную формулу:

$$V = n^{-1/2}\sigma/M, \quad (2)$$

где  $n$  — число частей сложного признака, которую, конечно, нужно умножить еще и на 100%.

Поскольку речь идет об изменчивости сложного признака, возникшей под влиянием изменчивости двух независимых признаков, нужно применить хорошо известную в математической статистике теорему о дисперсии суммы случайных независимых величин (см. [6]). Только тогда, вычислив суммарную дисперсию сложного признака по сумме дисперсий каждого из имеющихся независимых признаков и установив значение  $\sigma$  сложного признака, зная его значение  $M$ , по обычной в биостатистике формуле  $V\% = 100\sigma/M$  можно вычислить истинное теоретическое значение  $V$  сложного признака.

Сравнительные расчеты по формуле М. Суле, нашему подходу и по только что приведенной последней формуле даны ниже (табл. 1—3), теперь же рассмотрим другую формулу расчета изменчивости сложного количественного признака по его частям, предложенную М. Суле [5]. Эта формула учитывает другой крайний вариант взаимоотношений целого и его частей: компоненты сложного признака полностью скоррелированы (т.е. их корреляции близки к 1,0). Тогда  $V$  сложного признака ( $V_{\text{сн}}$ ) — это среднее значение (или

© Авдеев В. И., 2015

близкое к нему) между  $V$  отдельных его частей:  $V_{\text{сп}} \leq \sum MV / \sum M$ . Из этих же представлений [5] следует, что при частичной корреляции (от 0 до 1) между сложным признаком и его частями реальная величина  $V$  сложного признака находится между его значениями, вычисленными по двум вышеназванным формулам. Проверка всех этих формул проведена на основе наших исследований [7] на территории Средней Азии (Таджикистан) и Передней Азии (запад Туркменистана).

Так, в 1981 г. изучен состав местных форм ореха грецкого в Центральном Таджикистане, в зоне создаваемой в ту пору в СССР Рогунской ГЭС. Плод ореха грецкого — структура, состоящая из трех компонентов: перикарпия (кожуры), эндокарпия (скорлупы) и зародыша (ядра). Массу кожицы трудно учесть, ибо при созревании плода она трескается, опадает, распадается на части. Поэтому расчеты проводили для семени этого растения — массы скорлупы и ядра. Помимо трех типичных форм показатели рассчитывали и для всей популяции. Кроме того, в 1990 г. также изучали популяции ореха грецкого и в Юго-Западном Копетдаге (Туркменистан), на склонах в бассейне Айidere [7]. Результаты сведены в таблицу 1, из которой видно, что фактические значения  $V_{\text{сп}}$  (массы семени в целом) не противоречат формуле М. Суле ( $V_{\text{сп}} \leq \sum MV / \sum M$ ), если учесть формы Я-3 ( $5,60 < 8,19$ ) и Я-2 ( $8,13 < 9,24 < 10,76$ ). Однако нельзя не заметить, что у формы Р-01 фактическое значение  $V_{\text{сп}} = 9,08$ , а это совпадает с  $V_{\text{теор}} = 9,01$ , т.е. тут расчеты указывают на независимость частей семени у этой формы ореха грецкого. Также и у формы Я-3  $V_{\text{сп}} = 5,60$ , что ближе к  $V_{\text{теор}} = 6,09$ .

Таким образом, как и указывает М. Суле,  $V_{\text{сп}}$  обычно находится в промежуточной области значений, вычисляемых по формулам полной скоррелированности и независимости признаков, будучи ближе к одному или другому значению. Это подтверждают также и данные по обеим изученным популяциям ореха грецкого в Таджикистане и Туркменистане, где изменчивость ( $V$ ) выше в 2,0—3,4 раза, чем внутри отдельных особей. Отметим, что формула М. Суле (1) или ее аналог (2) в данном случае непригодны. В самом деле, тогда  $V_{\text{теор}}$  по изучаемым формам ореха грецкого составляла бы от 23,90 до 32,70%, что многократно выше фактических значений  $V_{\text{сп}}$ , которые лежат в интервале от 5,60 до 9,24%. Данные таблицы 1 показывают, что расчет теоретического значения  $V_{\text{сп}}$  на основе гипотезы независимости частей сложного признака по обычной формуле дисперсии суммы случайных независимых величин является верным.

Может возникнуть мнение, что указанные выше формулы применимы не для всех типов плода, а только для сухого плода ореха. В этой связи такие же расчеты сделаны ниже для сочных плодов — яблока и костянки (табл. 2 и 3).

В 1988 г. в Юго-Западном Копетдаге, на склонах гор, обращенных к бассейну Сумбара, вблизи пос. Сайван изучали популяции дикорастущих видов боярышников понтийского (*Crataegus pontica* С. Koch) и Никитина, а ранее, в 1981—1984 гг., — боярышника понтийского в Центральном Таджикистане [3]. Плод боярышника — это яблоко, составными частями которого являются мякоть (перикарпий) и затвердевший эндокарпий с семенами внутри (у яблони, груши семена — отдельная часть плода). В таблице 2 представлены расчетные данные по трем формам и популяциям в целом. Из этих данных следует, что фактические значения  $V_{\text{сп}}$  у боярышника понтийского чаще всего ближе к значениям  $V_{\text{теор}}$ , т.е. изучаемые признаки значительно скоррелированы (некоторое исключение составляет форма № 19, но, судя по ней, эта гипотеза не отвергается, ибо  $7,16 < 9,12$ ).

Итак, у изученных популяций боярышника понтийского независимость изучаемых признаков плода почти не выражена. У них, в отличие от ореха грецкого, отмечается и другая особенность: по массе мякоти, эндокарпия, плода величина  $V$  в популяции Южно-

го Туркменистана, наоборот, в 1,1—2,0 раза ниже, чем у отдельных особей. При этом  $V$  в популяции из Таджикистана в 1,3 раза выше, чем на юге Туркменистана.

Таблица 1

Показатели изменчивости массы семени и его частей у форм и популяций ореха грецкого (*Juglans regia* L.) в Центральном Таджикистане (левобережье Вахша, 1981 г.) и на юге Туркменистана (Юго-Западный Копетдаг, бассейн Айidere, 1990 г.)

Масса в пересчете на 1 плод							
скорлупы		ядра		семена в целом (без кожуры)			
M, г	V, %	M, г	V, %	M, г	V, %		
					фактический	теоретический по гипотезе о	
						независимости частей семени	полной скоррелированности частей семени
Центральный Таджикистан (западные склоны Вахшского хребта), 1981 г.							
Крупноплодная форма Я-3							
13,05	7,66	5,49	9,45	18,54	5,60	6,09	8,19
Среднеплодная форма Я-2							
8,40	11,07	4,15	10,12	12,55	9,24	8,13	10,76
Мелкоплодная форма Р-01							
4,69	8,48	4,56	8,55	9,25	9,08	9,01	8,47
Культигенная популяция (включая 3 названные выше формы), 22 особи							
7,32	23,70	5,21	24,39	12,54	18,93	17,15	23,97
Южный Туркменистан (Юго-Западный Копетдаг, бассейн Айidere), 1990 г., 140 особей							
5,54	22,74	4,18	28,30	9,72	18,38	17,78	25,13

**Примечание.** В таблицах 1 и 2 гипотеза о полной независимости частей плода основана на расчетах по теореме о дисперсии суммы случайных независимых величин (см. текст выше); в гипотезе же о полной скоррелированности частей плода расчеты проведены по формуле М. Суле [5].

Таблица 2

Показатели изменчивости массы плода и его частей у форм и популяции боярышника понтийского в Центральном Таджикистане (Каратегинский хребет, местечко Гилькан, 1981 г.) и на юге Туркменистана (Юго-Западный Копетдаг, вблизи пос. Сайван, 1988 г.)

Масса в пересчете на 1 плод							
мякоти		эндокарпия с семенами		плода в целом			
M, г	V, %	M, г	V, %	M, г	V, %		
					фактический	теоретический по гипотезе о	
						независимости частей плода	полной скоррелированности частей плода
Центральный Таджикистан, юго-восточная часть Каратегинского хребта, вблизи кишлака Новабад Гармского района, 1981 г. (Гильканская популяция), 25 особей							
3,44	13,14	0,26	12,70	3,70	13,31	12,25	13,11
Юг Туркменистана, Юго-Западный Копетдаг, 1988 г.							
Крупноплодная форма № 20							
4,54	12,36	0,52	21,56	5,06	14,58	11,31	13,30
Среднеплодная форма № 19							
3,70	8,68	0,53	12,20	4,23	7,16	7,75	9,12
Мелкоплодная форма № 3							
2,80	13,23	0,39	19,92	3,19	14,63	11,85	14,05
Популяция (включая 3 названные выше формы), 21 особь							
3,77	10,55	0,49	8,93	4,26	10,50	9,39	10,36

Исследования 1979—1988 гг. на дикорастущих популяциях миндаля бухарского в Таджикистане (у него плод — костянка) показали, что фактическое значение  $V$  имеет промежуточное положение между значениями, получаемыми по обеим формулам, составляя в среднем 23%, что вдвое выше, чем у мясистых плодов боярышника, но близко к сухим семенам ореха грецкого (табл. 3).

Таблица 3

Показатели изменчивости семени плода и его частей у популяции миндаля бухарского (*Amygdalus bucharica* Korch.) в Южном Таджикистане (Афгано-Таджикская депрессия, западная часть хребта Кызылтау, 1980 г.)

Масса в пересчете на 1 плод (всего 31 особь)							
скорлупы		ядра (зародыша)		эндокарпия (косточки) в целом (без кожуры)			
M, г	V, %	M, г	V, %	M, г	V, %		
					фактический	теоретический по гипотезе о	
						независимости частей плода	полной скоррелированности частей плода
0,39	25,44	0,30	21,60	0,69	21,33	17,15	23,83

Известно, что измеряемую внешнюю (фенотипическую) изменчивость признаков связывают с генотипом особи прямолинейные корреляционные связи в виде коэффициента корреляции ( $r$ ). Но в структуре коэффициента корреляции значительную долю может занимать и экологическая (так называемая «ненаследственная», модификационная) часть фенотипа. Б. М. Медников говорит в этой связи об избыточности (упорядоченности) фенотипа, которая определяется высокими значениями  $r$  (0,91 и выше) [4]. Эта избыточность возникает по двум основным причинам: плейотропность генов (ее явно и имел в виду Б. М. Медников) или же сцепление генов, в том числе в виде супергена [8]. Но С. Оно [9] называет и третью причину: локализация генов единого признака в разных хромосомах. Итак, речь идет о различных формах геномных корреляций. Их можно вычленивать, изучив корреляции признаков у отдельных особей, популяций. Так, если в случае плейотропности одного гена эти корреляции сохраняются у разных особей и популяций, то при сцеплении генов за счет кроссинговера участков хромосом корреляции у особей из разных популяций изменяются.

По теории М. Суле [5] непрямолинейные связи (а они определяются лишь через  $\eta$  — корреляционное отношение) указывают на канализацию (слабую изменчивость) признаков. Р. Л. Берг и ее школа [2] также полагали, что канализация (стабилизация) признаков особей характеризуется низкими значениями  $r$  (тогда формируется ряд отдельных корреляционных плеяд) и  $V$ . Тем не менее возникает необходимость уточнить соотношение этих трех биостатистических показателей ( $\eta$ ,  $r$ ,  $V$ ), ибо канализация понимается различно. Под ней чаще понимают формирование в онтогенезе особи одного варианта («стандартного, нормального») фенотипа или, наоборот, принимают в качестве модификаций наличие одновременно нескольких фенотипов для разных сред обитания частей одной и той же особи (см. [1]). Рассмотрим эту проблему ниже.

В таблицах 4 и 5 приведены значения корреляционных связей у частей семян ореха грецкого, миндаля бухарского и плода боярышника понтийского. Судя по значениям  $r$ , состав корреляционных плеяд признаков (Се, Ск, Яд) у изученных форм различен, что позволяет считать, что они кодируются не плейотропно, а за счет сцепленных генов.

У ореха грецкого наиболее сходны плеяды мелкоплодных форм Я-2 и Р-01, у которых равны показатели  $V$  семени в целом, а у крупноплодной формы Я-3 различия в 1,5 раза обусловлены низкой  $V$ , равной 5,6%, против 9,1—9,2% у двух других форм (см. табл. 4 и 5).

В популяции миндаля бухарского значения  $r$  еще ниже ( $V$  частей плода составляет 21—25%), масса ядра образует слабой силы плеяду, ибо связана с семенем лишь на недостоверную величину  $r = +0,03$ , а со скорлупой (как и у ореха грецкого)  $r$  составляет не более чем  $+0,33$  (табл. 4 и 5).

Таблица 4

Показатели связи признаков семени и его частей у ореха грецкого и миндаля бухарского (Се — семя в целом; Ск — скорлупа; Яд — ядро)

Вид, его местонахождение, отдельные формы	$\eta$ , связи			$r$ , связи		
	Се и Ск	Се и Яд	Ск и Яд	Се и Ск	Се и Яд	Ск и Яд
Орех грецкий, Центральный Таджикистан, популяция (см. табл. 1), в том числе	1,00	0,87	0,94	+0,87	+0,74	+0,32
форма Я-3	0,97	0,72	0,88	+0,85	+0,43	+0,73
форма Я-2	1,00	0,91	0,89	+0,92	+0,78	+0,59
форма Р-01	0,93	0,95	0,90	+0,82	+0,74	+0,54
Миндаль бухарский, Южный Таджикистан, хребет Кызылтау, популяция (см. табл. 3)	0,90	0,95	0,82	+0,58	+0,03	+0,33

У мясистых плодов боярышника понтийского, груши бухарской факт кодирования признаков супергенами выражен столь же четко, как и у предыдущих растений. Более того, плеяды сильно различаются даже у географических популяций боярышника понтийского: они более прочные в Туркменистане (где, как сказано,  $V$  в 1,3 раза ниже), чем в Таджикистане. Это и понятно, так как известно, что  $r$  обратно пропорционален  $\sigma$ , тем самым и  $V$ , т.е. изменчивости признака. Нужно отметить, что в Таджикистане различия между популяциями у этого вида боярышника по статистическим показателям тоже значительные. Так, в уникальной по признакам плода Кишрогской популяции [3], по нашим данным, связи между Пл ( $V = 38,4\%$ ) и Се ( $V = 16,4\%$ ) такие:  $r = +0,81$ ,  $\eta = 0,93$ , т.е. резко отличаются от Гильканской популяции и ближе к связям груши бухарской (табл. 5), которая имеет сходные с нею значения  $V$ . Интересно, что в Кишрогской популяции боярышника понтийского у плодов многих особей выражен вырост в основании плодоножки, как это свойственно видам груши — *Pyrus L.* [3].

Таблица 5

Показатели связи признаков плода и его частей у боярышника понтийского (Пл — плод в целом; Мя — мякоть, Эн — эндокарпий с семенами) и груши бухарской (Пл — плод в целом; Мя — мякоть; Се — семена, зародыши)

Вид, его местонахождение, отдельные формы	$\eta$ , связи			$r$ , связи		
	Пл и Эн Пл и Се	Пл и Мя	Мя и Эн Мя и Се	Пл и Эн Пл и Се	Пл и Мя	Мя и Эн Мя и Се
Боярышник понтийский, юг Туркменистана, Юго-Западный Копетдаг, популяция (см. табл. 2), в том числе	0,88	1,00	0,80	+0,78	+0,64	+0,46
форма № 20	0,87	0,97	0,97	+0,70	+0,80	+0,78
форма № 19	0,98	0,98	0,79	+0,30	+0,83	+0,30
форма № 3	0,81	0,96	0,89	+0,35	+0,77	+0,80
Боярышник понтийский, Центральный Таджикистан, Гильканская популяция (см. табл. 2)	0,56	0,96	0,50	+0,14	+0,90	+0,15

Вид, его местонахождение, отдельные формы	η, связи			r, связи		
	Пл и Эн Пл и Се	Пл и Мя	Мя и Эн Мя и Се	Пл и Эн Пл и Се	Пл и Мя	Мя и Эн Мя и Се
Груша бухарская, Центральный Таджикистан, западный склон Вахшского хребта, популяция	0,81	0,94	0,58	+0,65	+0,73	+0,25

Р. Л. Берг [2] отмечала, что якобы жесткая генетическая программа, стабильность, автономность онтогенеза обусловлены, во-первых, низкими значениями  $r$  (т.е. наличием ряда независимых корреляционных плеяд) и  $V$ . В другом случае, по Р. Л. Берг, низкий  $r$ , однако высокий  $V$  означают сильное воздействие на признаки внешней среды. Но возможны и другие варианты сочетания этих показателей. Так, низкие значения  $r$ , вплоть до образования новых плеяд признаков, по законам биостатистики чаще возникают из-за довольно высоких значений  $V$  (см. табл. 3 и 4, миндаль бухарский). Однако при высоких значениях  $V$  плода и средних  $V$  семян тоже могут формироваться сильные плеяды (Кишрогская популяция боярышника понтийского [7]) и, наоборот, у того же вида боярышника в Гильканской популяции слабые плеяды наблюдаются у органов плода при  $V = 13\%$  (см. табл. 2 и 5). Идеальный случай, следуя Р. Л. Берг, — это полная независимость всех признаков (в первую очередь признаков продуктивности) и слабая их изменчивость, что означает полную автономию онтогенеза особи. Однако вероятно, что таких случаев в природе и культуре не наблюдается вовсе.

Из таблицы 2 видно, что масса плода у боярышника понтийского из Южного Туркменистана в 1,4 раза выше, чем самого крупноплодного боярышника понтийского, растущего в Таджикистане. В Туркменистане при массовом поедании цветков жуками во время цветения урожайность этого вида боярышника в 1,5—2 раза превосходит таковую в Таджикистане [7]. Из данных таблицы 5 следует, что в Туркменистане у особей среди частей плода наблюдается в целом средняя их корреляция ( $r$  от +0,46 до +0,78), а в Таджикистане в сравнительно продуктивной Гильканской популяции  $r$  изменяется от +0,14 до +0,90 (масса семян очень слабо зависит от остальных частей плода). Если продуктивность особей этого вида окажется связанной с генетической структурой плода, то первая вполне реализуется при среднем уровне корреляций и близкой изменчивости частей плода ( $V$  от 9—11% в Западном Туркменистане до 13% в Центральном Таджикистане).

Особую проблему в биологии представляет соотношение показателей  $r$  и  $\eta$ . Как известно, коэффициент корреляции ( $r$ ) показывает силу (тесноту) и направление связи признаков; его квадрат есть коэффициент детерминации ( $r^2 = D$ ), определяющий, какую долю в общем варьировании занимает связь изучаемых признаков. Корреляционное отношение ( $\eta$ ) показывает долю в общем варьировании зависимой изменчивости одного признака от другого ( $y$  от  $x$  или, наоборот,  $x$  от  $y$ ). Его квадрат ( $\eta^2$ ) называют индексом детерминации, он выражает долю варьирования признака  $y$  в зависимости от степени колебания признака  $x$ . Значения  $r$  отражают только прямолинейные, а значения  $\eta$  — криволинейные (нелинейные) связи; при прямолинейности связей значения  $r$  и  $\eta$  совпадают по абсолютной величине.

В биологической литературе часто констатируют, что нелинейные процессы и зависимости преобладают в живом мире, однако не указывают на истинные причины их существования. Для оценки линейности или криволинейности связей в биометрии давно используют хорошо известные критерии, в частности критерий Блекмана. Нелинейность

связей в основном была получена нами в популяциях миндаля бухарского, ореха грецкого при высокой изменчивости частей семени, в первую очередь массы ядра. Связи внутри отдельных особей, отражающие метамерную (внутреннюю, экологическую, паратическую) изменчивость, лишь прямолинейны. Это и понятно, так как метамерные связи возникают только на основе единого генотипа, они по своей сути — экологические прямолинейные связи (обозначаемые как  $r_e$ , а их изменчивость — как  $V_e$  [3]). Прямолинейность, т.е. генотипический контроль, и означает реальную стабилизацию признака в онтогенезе. Сильная подверженность нелинейным связям ядра (зародыша) семени, весьма зависящая от факторов внешней среды, объясняет формирование в отдельные неблагоприятные годы у миндаля и других растений феномена «пустых семян» (семена без зародыша).

Приведенные данные позволяют несколько иначе решать проблему стабилизации (автономии) онтогенеза. Как отмечалось выше, трудно найти факты того, чтобы онтогенез представлял собою «мозаику» независимых корреляционных плеяд, отделенных друг от друга низкими значениями  $V$ . В предельном же случае, по Р. Л. Берг [2], эти плеяды представлены отдельным низковарьирующим признаком. Но на примере ореха и миндаля видно, что такие признаки имеют  $V$  порядка 21—24%, они нелинейны, т.е. довольно зависимы от внешней среды обитания. По нашим данным [3], самой низкой изменчивостью у сортов абрикоса (*Armeniaca vulgaris* Lam.), дикорастущих особей алычи (*Prunus cerasifera* Ehrh.), яблони (*Malus turkmenorum* Juz. et M. Pop.), груши (*Pyrus turcomanica* Maleev) обладают метамерные одномерные признаки плода ( $V_e$  составляет 1,3—11,6%), однако они гораздо выше у трехмерного (объемного) признака — массы плода ( $V_e$  от 8,3 до 28,8%). При этом  $r_e$  во всех этих случаях составляет 0,50—0,86, приводя к отсутствию криволинейности у экологических признаков. Поэтому прав был М. М. Камшилов [10] и ряд других биологов, которые считают, что стабилизация признака достигается только его нахождением в составе сложных корреляционных плеяд. Б. М. Медников, говоря о высокой упорядоченности (стабильности) живых систем, точно так же связывал ее с высокими внутри систем значениями  $r$  [4].

Приведем еще примеры. В Таджикистане были изучены корреляции, отражающие связи частей плода у боярышника понтийского в разных его популяциях. Для этого рассчитывали все тот же  $r$ . Было установлено, что низковарьирующими во всех популяциях являются признаки «диаметр чашечки, длина ее чашелистиков и диаметр семенного гнезда у плода» ( $V_{ph}$  составил от 5,4 и до 10,7%). При этом в Гильканской популяции последний из названных признаков оказался самостоятельным, т.е. образовал собственную плеяду ( $P < 0,001$  и в среднем  $r < 0,3$  с другими признаками). Но в Новабадской популяции (как и в других) этой плеяды вовсе нет,  $r$  был вдвое больше [11]. Рассчитываемые значения  $r$  представляют собой, как известно, прямолинейную фенотипическую связь признаков у отдельных особей (т.е. это  $r_{ph}$ ) с таким же варьированием ( $V_{ph}$ ), поэтому нами были исчислены  $r_e$ , а также  $\eta$  и критерий Блекмана. В итоге у признака «диаметр семенного гнезда», при  $V_{ph} = 7,6—7,7\%$  в обеих популяциях,  $V_e$  в Гильканской популяции составлял 9,9—18,8%, в Новабадской — вдвое меньше. Значения  $r_e$  двух других признаков составили 0,82,  $\eta$  был 0,91, КБ равен 3,44—3,90. Другими словами, «автономный» признак (по Р. Л. Берг) «диаметр семенного гнезда» по сути таковым не является, так как в Гильканской популяции он выявил метамерное варьирование внутри разных особей вдвое большее, чем  $V_{ph}$ . В Новабадской же популяции, где этот признак входит в состав единой сложной плеяды,  $V_e$  составил в метамерии 5,5—10,4%. О сильном влиянии экологических условий на такой «автономный признак» говорит и тот факт, что в Гильканской популяции их доля в изменчивости также вдвое выше, чем в Новабадской (см. [11]). Кроме того, в те же годы нами были исследованы корреляции признаков эндокарпия (се-

мени, косточки) в различных популяциях у луизеании вязолистной [*Louiseania ulmifolia* (Franch.) Pachom.]. В верхней части косточки у этого вида есть острие, являющееся продолжением косточки. Тем не менее признаки «длина и ширина острия» оказались связанными в жесткую плеяду, в которой значения  $r_{ph}$  колебались от 0,87 (Центральный Тянь-Шань, Западный Кыргызстан) до 0,95 (Памиро-Алай, Центральный Таджикистан), при этом  $V_{ph}$  был довольно высок, составив 25,4—50,4% [12].

Все это говорит о том, что так называемые «автономные признаки» вовсе не имеют низких значений  $V$ , они сильно зависят от влияния среды. При этом нужно учесть, что в качестве них изучали одномерные и счетные признаки — размеры и число органов [2]. Первые из них, как известно из биометрии, варьируют в 3 раза меньше, чем признаки объемные (трехмерные). В самом деле, у вышеназванных видов плодовых растений масса плода как трехмерный признак имеет  $V_e$  в 2,0—3,5 раза больше, чем его же длина, ширина, диаметр и т.п. [3, 7]. Как исключение укажем на изменчивость признаков у облепихи крушиновидной (*Hippophae rhamnoides* L.), где  $V_e$  длины семени (одномерного признака) составляет 3—9%, но по массе 100 семян (очень мелких, трехмерный признак)  $V_e$  равна, по нашим данным, 1—5% и менее. Эти данные на растениях не подтверждают закономерность, полученную на животных, что якобы  $V$  обратно пропорционален  $M$  [5]. Очевидно, что существуют виды растений, у которых изменчивость целого ряда как одномерных, так и трехмерных признаков сильно детерминирована геномом, слабо зависит от экологических факторов (пример — облепиха).

У растений наиболее обычной является следующая ситуация с количественными признаками [3, 10]: в жесткую плеяду связаны не только низковарьирующие одномерные признаки (размеры частей плода и т.д.), но и высоковарьирующие признаки (масса плода, продуктивность растений). Это обусловлено кодированием всех этих признаков геными кластерами (в том числе супергенами) или же, что, видимо, реже, — плейотропным геном, моногенно.

#### Список использованной литературы

1. Северцов А. С. Основы теории эволюции. М. : МГУ, 1987. 320 с.
2. Берг Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // Применение математических методов в биологии. Л. : ЛГУ, 1964. Сб. 3. С. 23—60.
3. Авдеев В. И. Некоторые проблемы использования молекулярно-биологических и генетико-эволюционных методов в ботанике [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 1. С. 1—11. URL: [http://vestospu.ru/archive/2013/articles/avdeev\\_2013\\_1.pdf](http://vestospu.ru/archive/2013/articles/avdeev_2013_1.pdf)
4. Медников Б. М. Онтогенез и теория информации // Природа. 1971. № 7. С. 15—23.
5. Суле М. Аллометрическая изменчивость — теория и следствие // Журнал общей биологии. 1984. Т. 45, № 1. С. 16—27.
6. Гинзбург Э. Х. Описание наследования количественных признаков. Новосибирск : Наука, 1984. 350 с.
7. Авдеев В. И. Плодовые растения Средней Азии, их происхождение, классификация, исходный материал для селекции : дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1997. 328 с.
8. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М. : Мир, 1985. 464 с.
9. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М. : Мир, 1973. 228 с.
10. Камшилов М. М. Фенотип и генотип в эволюции // Проблемы эволюции : сб. статей. Новосибирск : Наука, 1972. С. 28—44.
11. Авдеев В. И. Популяционная изменчивость плодов *Crataegus pontica* C. Koch в Центральном Таджикистане // Растительные ресурсы. 1988. Т. 24, вып. 3. С. 368—373.
12. Авдеев В. И. Сравнительно-популяционная изменчивость признаков плода *Louiseania ulmifolia* (Franch.) Pachom. // Растительные ресурсы. 1988. Т. 24, вып. 1. С. 19—26.

Поступила в редакцию 17.07.2015 г.



*Авдеев Владимир Иванович*, доктор сельскохозяйственных наук, профессор  
Оренбургский государственный аграрный университет  
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18  
E-mail: [avdeev\\_vl\\_iv@mail.ru](mailto:avdeev_vl_iv@mail.ru)

UDC 578.087.1+575:591.526

**V. I. Avdeev**

### **Variability indices and factors of quantitative character bonds of plant species and populations**

The article considers the variability and quantitative character bonds of the fruit by the example of certain fruit trees (*Juglans L.*, *Amygdalus L.*, *Crataegus L.*, *Pyrus L.*), discusses the stabilization indices of these characteristics among species and populations.

**Key words:** plants, species, population, characteristics of a fruit, biostatistics.

*Avdeev Vladimir Ivanovich*, Doctor of Agricultural Sciences, Professor  
Orenburg State Agrarian University  
Russian Federation, 460014, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18  
E-mail: [avdeev\\_vl\\_iv@mail.ru](mailto:avdeev_vl_iv@mail.ru)