

УДК 578.087.1+575:591.526

В. И. Авдеев

Методы фитобиометрии. Распределение значений признаков в популяциях *Microcerasus Webb*, *Amygdalus L.*, *Louiseania Carr.*, *Armeniaca Scop.* (*Rosaceae*) в горной Средней Азии

На основе данных по видам подсемейства сливовых (*Prunoideae Focke*) выявлены важные особенности в распределении значений признака «масса косточки» в природных популяциях *Microcerasus Webb*, *Amygdalus L.*, *Louiseania Carr.* и в культурной популяции *Armeniaca vulgaris Lam.*, растущих в горной Средней Азии (Памиро-Алай и Центральный Тянь-Шань).

Ключевые слова: горы Средней Азии, микровишня, миндаль, луизеания, абрикос, изменчивость и биостатистическое распределение признаков, формы естественного отбора.

Биометрия как наука включает в себя не только традиционные методы математической (вариационной) биостатистики, но и способы планирования, биологического осмысления полученных экспериментальных данных. В этом заключается основное отличие биометрии от чисто математических подходов к живым объектам [1]. Наиболее часто в биометрии используют весьма обычные в биостатистике показатели изменчивости значений признака: лимит (пределы варьирования), дисперсию, среднее значение и его стандартную ошибку, коэффициент вариации, критерии Фишера и Стьюдента и ряд других. Но реже анализируют распределение значений признака (эксцесс, асимметрия и т.п.), хотя это позволяет за формальными расчетами выявить особенности процессов, протекающих в природных популяциях, выявить специфику в изменчивости тех или иных признаков. Так, эксцесс значений признака говорит о действии в природе стабилизирующей формы отбора, асимметрия — о движущей форме естественного отбора, двухвершинность кривой в распределении признака — о незавершенной дизруптивной форме отбора данного признака, в другом случае — это показатель смешанного состава природной популяции или ее частной выборки [1—6]. Использование аппарата теории вероятностей, анализ дисперсий выявили среди количественных признаков растений существование не только обычных для них лабильных, но и стабильных признаков [7].

В свое время на обширной территории Средней и севера Передней Азии выполнены исследования по изучению изменчивости природных популяций целого ряда дикорастущих плодовых растений. Для анализа их признаков были привлечены названные выше биостатистические показатели. Однако изучения распределения их признаков у большинства видов не проводили. Такой пробел восполнен в данной статье на ряде популяций из природы и культуры, из которых сделаны наиболее крупные ($n > 50$ шт.) рендомизированные выборки особей (табл. 1 и 2). Общая характеристика изученных видов представлена в ранее опубликованных работах [8—12]. Приведем некоторые сведения.

Микровишня простертая [*Microcerasus prostrata (Labill.) Roem.*] растет в центре Евразии на обширной территории, но описанная здесь ее разновидность, микровишня бородавчатая (табл. 1), в основном приурочена к югу Средней Азии (Памиро-Алаю). Она занимает в горах пояса от подгорного эфемеретума до поясов субальпийского и микро-термных арчовников (500—3000 м над ур. моря). Изученные ценопопуляции растут в поясе ксерофитного шибляка (пояс редкостойного горного леса), но локализованы в более влажных ущельях на высотах 1350—1600 м над ур. моря. Вид же миндаль бухарский также обитает в поясе шибляка, в основном в Памиро-Алае, на высотах 800—2500 м над

© Авдеев В. И., 2014

ур. моря, изучен с микровишней на указанных выше высотах, расселяется и по более сухим склонам. В Памиро-Алае луизеания вязолистная (табл. 1) сохранилась только в северной его части, на высотах 1300—2300 м над ур. моря, будучи приурочена лишь к поясу чернолесья (широколиственных лесов), проникает ниже и в пояс шибляка. В Западном и Центральном Тянь-Шане луизеания растет на высотах 1200—2500 м над ур. моря, от лесного до субальпийского поясов, часто на крутых, сухих склонах, иногда же заходит в елово-пихтовый подлесок. В сравнении с микровишней и особенно миндалем это наиболее влаголюбивый вид, совершенно не переносящий засоления почв. Поэтому ареал луизеании в Средней Азии стал резко прерывистым и локальным. Изученная ее популяция в Центральном Тянь-Шане обитает на высоте 1500 м над ур. моря среди разных видов кустарниковых растений (спирея, микровишня, ежевика и др.).

Сеянецевая популяция местных форм абрикоса обыкновенного (*Armeniaca vulgaris Lam.*) изучена в 1986 г. Она возникла путем завоза около века назад из Ферганской долины семян полукультурных форм абрикоса (так называемых «хасаков») и представляет собой спонтанное семенное поколение (M1), которое не подвергалось действию искусственного отбора. По этой причине таковая популяция, в отличие от природных популяций (табл. 1), представляет интерес для анализа особенностей в распределении изучаемого признака в условиях культуры (табл. 2). Ранее изменчивость целого ряда признаков косточки этой культурной популяции абрикоса была представлена в монографии [12].

Из таблицы 1 видно, что в природных популяциях можно обнаружить самые разные типы распределения значений по такому важному признаку, как «масса косточки» (эндокарпия). Во всех изученных популяциях изменчивость особей велика, значения V составляют 17—27% и они не связаны с числом особей в частной выборке. То, что выборки достоверно отражают генеральную (популяционную) совокупность особей, показывает расчетный критерий Стьюдента t ($P < 0,001$). Почти во всех популяциях отмечена самая низкая значимость коэффициента асимметрии (A_s), т.е. распределение признака оказывается достоверно симметричным (по Гауссу — нормальным). Исключение имеет популяция миндаля обыкновенного из Юго-Западного Копетдага, где значение P заключено между самым низким (0,05) и средним (0,01) уровнями значимости. Это свидетельствует о том, что здесь асимметрия значений признака положительная, правосторонняя, так как правее класса максимальных значений, содержащего $M = 2,50$ г, выделяется 64 частоты значений признака, а левее — 49 частот (при этом вершина распределения сдвинута влево от M).

Однако эти данные по миндалю обыкновенному, а также по популяциям миндаля бухарского из ущелья Дари-Ишон и луизеании вязолистной (табл. 1) показывают, что в них уже имели место процессы эволюции популяций на мелкосемянность. Последнее видно из распределения частот значений признака «масса косточки». Так, в популяции миндаля бухарского из Дари-Ишон левее класса значений 1,02—1,15 г, где заключено $M = 1,11$ г, сумма частот равна 22, правее составляет 24 частоты. Другими словами, хотя асимметрия признака недостоверна, однако правосторонность пока еще сохраняется, т.е. эволюция на мелкосемянность находится в стадии завершения. В итоге нарастает доля не только мелкокосточковых особей, а за счет естественного отбора исчезла часть крупнокосточковых особей. Более того, если в популяциях миндаля бухарского (табл. 1) лимит признака «масса косточки» составляет 0,68—1,80 г, то на жарком юге Таджикистана он равен 0,39—0,94 г, сократившись на 61—81%. Расчет коэффициента дискриминации [6] показывает, что северные и южные популяции этого вида миндаля различаются уже как подвиды [9, 11]. Но еще в большей степени такая форма эволюции видна у миндаля обыкновенного и луизеании вязолистной. Так, у миндаля левее класса значений с $M = 2,50$ г сумма частот составляет 49, а справа — 64 частоты; у луизеании эти частоты равны

Изменчивость признака «масса косточки» в природных ценопопуляциях у видов подсемейства Prunoideae Focke в горной Средней Азии

Число изученных особей в популяции (n), шт.	Биометрические показатели изменчивости значений признака							
	Среднее значение (M), г	Стандартная ошибка среднего значения (m_M), г	Стандартное квадратичное отклонение от среднего значения, или сигма (σ), г	Коэффициент вариации (V), %	Расчетные коэффициенты отклонения распределения значений признака от нормального (закона Гаусса)			
					асимметрии		эксцесса	
					величина (As)	уровень значимости (P)*	величина (E)	уровень значимости (P)*
Микровишня бородавчатая [<i>Microcerasus prostrata</i> var. <i>verrucosa</i> (Franch.) Erem. et Yushev], юг Памиро-Алая, Центральный Таджикистан, северный склон хребта Сурхо								
Популяция «Чекурак-1», левая терраса реки Эляк бассейна Кафирнигана, вблизи кишлака Хами-Савра Файзабадского района, 1982 г.								
51	0,94	0,02	0,17	18,08	+0,11	$P > 0,05$	-0,24	$P > 0,05$
Ценопопуляция «Чекурак-3», там же, но в складках хребта Сурхо, 1985 г.								
107	0,86	0,02	0,17	19,76	+0,36	$P > 0,05$	-0,33	$P > 0,05$
Популяция миндаля бухарского (<i>Amygdalus bucharica</i> Korsh.), северный склон хребта Сурхо, ущелье Дари-Ишон, тот же район, 1979 г.**								
54	1,11	0,03	0,24	21,62	+0,48	$P > 0,05$	-0,61	$P > 0,05$
Популяция миндаля бухарского, северный склон хребта Сурхо, близ популяции микровишни Чекурак-1, 1982 г.								
71	1,25	0,03	0,25	20,00	+0,34	$P > 0,05$	-0,70	$P > 0,05$
Популяция миндаля арабского (<i>Amygdalus arabica</i> Olivier), Юго-Западный Копетдаг, Туркменистан, южный склон Сянт-Хасардагского хребта, ущелье Игдеджик, 1988 г.								
99	0,44	0,01	0,08	18,18	+0,05	$P > 0,05$	-0,68	$P > 0,05$
Популяция миндаля обыкновенного (<i>Amygdalus communis</i> L.), Юго-Западный Копетдаг, Туркменистан, ущелье Айidere, 1989 г.								
145	2,50	0,05	0,64	25,60	+0,47	$0,01 < P < 0,05$	-0,73	$P > 0,05$
Популяция миндаля туркменского (<i>Amygdalus turcomanica</i> Lincz.), Центральный Копетдаг, Туркменистан, местечко Чаек, 1990 г.								
104	0,30	0,01	0,08	26,67	+0,03	$P > 0,05$	+1,03	$P < 0,001$
Популяция луизеании вязолистной [<i>Louiseania ulmifolia</i> (Franch.) Pachom.], Центральный Тянь-Шань, Кыргызстан, южный склон Сусамырского хребта, близ местечка Чичкан, 1986 г.								
71	0,52	0,01	0,09	17,31	-0,23	$P > 0,05$	+1,04	$P < 0,001$

Примечания* Уровень достоверности (P) называют также вероятностью ошибочных определений [11].

** Согласно существующим типам распределения признаков [3], в популяции из ущелья Дари-Ишон оно соответствует негативному биномиальному распределению значений у количественных признаков.

соответственно 15 и 35. Согласно же современной теории эволюции [4], здесь проявляется одна из важнейших форм отбора — движущая форма естественного отбора.

В распределении данного признака у миндаля туркменского и луизеани вязолист-ной достоверно выражен положительный (островершинный) эксцесс ($P < 0,001$). В этом случае нередко делают чисто математический вывод, что изучаемые выборки из исходных популяций возникли путем смешения двух частных выборок [1, 3]. Но в полевых условиях изучали единую популяцию, поэтому, очевидно, существуют и другие причины эксцесса. Как отмечал Л. А. Животовский [5], отклонение распределения от нормального (Гауссова) — обычная ситуация в популяциях, связанная с действием естественного отбора на фоне постоянной генетической неоднородности особей. Другими словами, эксцесс обусловлен не только и не столько «засорением» или «смешением» частных выборок. Так, у луизеани, у которой завершается эволюция на мелкосемянность, в настоящее время явно идет отбор в пользу ее особей со средним значением признака «масса косточки», т.е. в пользу гетерозигот, признаки которых у растений всегда находятся в центре вариационного ряда [13]. То же присуще и миндалю туркменскому, но отбор особей-гетерозигот идет у этого вида на фоне полного завершения эволюции на мелкосемянность. У популяции микровишни бородавчатой «Чекурак-1» справа и слева от класса значений, содержащего $M = 0,94$ г с частотой 22, находятся классы с частотами 8, но здесь внешне видимый эксцесс значений оказывается недостоверным, $P > 0,05$ (см. табл. 1). В современной теории эволюции эксцесс считается формой проявления очень распространенного в условиях природы стабилизирующего отбора, приводящего в популяциях к резкому накоплению частот среднего значения признака [4]. Таким образом, при совсем несложном анализе типов изменчивости дикорастущих популяций микровишни, миндалей и луизеани выявляются две основные формы естественного отбора — это движущий, или направляющий, отбор и стабилизирующий отбор.

Таблица 2

Изменчивость признака «масса косточки» у культивируемой популяции абрикоса обыкновенного (Центральный Таджикистан, Файзабадский район, кишлак Зардолу, 1350 м над ур. моря, 1986 г.)

Исходные значения признака					Биометрические показатели признака							
Границы класса, г	Середина класса (x), г	Частота (f), шт.	fx	fx ²	M, г	σ, г	m _M , г	V, %				
0,81—1,04	0,92	13	11,96	11,00	1,37	0,36	0,04	26,28				
1,05—1,28	1,16	14	16,24	18,84								
1,29—1,52	1,41	24	33,84	47,71								
1,53—1,76	1,64	2	3,28	5,38								
1,77—2,00	1,88	8	15,04	28,28								
2,01—2,24	2,12	3	6,36	13,48								
2,25—2,48	2,36	1	2,36	5,57								
c = 0,23	k = 7	n = 65	Σ = 89,08	Σ = 130,26					—	—	—	—

Примечание. Схему и порядок расчетов проводили по общепринятым методикам путем составления ранжированного взвешенного вариационного ряда значений признака [3]. По этим же методикам обрабатывали данные, представленные в таблице 1. Проверк означает отсутствие расчетов.

В культивируемой популяции абрикоса обыкновенного изменчивость признака «масса косточки» достаточно велика, $V = 26\%$ (табл. 2). При этом наличие эксцесса значений признака достоверно не установлено ($E = +0,32$; $P > 0,05$). Однако в популяции существу-

ет правосторонняя асимметрия значений ($A_s = +0,71$; $0,01 < P < 0,05$), но со сдвигом частот влево, в сторону мелкосемянности. Таким образом, эволюция на мелкосемянность, выявленная на разной стадии в природных популяциях изученных видов (табл. 1), не является исключением, а достоверно проявляется и в исследованной культивируемой популяции абрикоса. Здесь на мелкосемянность абрикоса естественный отбор действует, видимо, на фазах всходов и молодых сеянцев и может проходить буквально в течение одного поколения (M1). Хорошо известно, что в Средней Азии, как и во всех аридных и засушливых регионах мира, культивары абрикоса формируются в основном мелкоплодными, имея тем самым и мелкие косточки плода [12].

Список использованной литературы

1. Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высшая школа, 1973. 344 с.
2. Терентьев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии. Л. : ЛГУ, 1977. 152 с.
3. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.
4. Северцов А. С. Основы теории эволюции. М. : МГУ, 1987. 320 с.
5. Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 270 с.
6. Любищев А. А. О применении математической статистики к практической систематике // Прикладная математика в биологии : сб. статей. М. : МГУ, 1979. С. 12—28.
7. Авдеев В. И. Биостатистическая оценка количественных признаков растений. 1. Стабильные и лабильные признаки // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. Оренбург : ОГПУ, 2006. Вып. 6. С. 14—19.
8. Авдеев В. И. Сравнительно-популяционная изменчивость признаков плода *Louiseania ulmifolia* (Franch) Pachom. // Растительные ресурсы. 1988. Т. 24, вып. 1. С. 19—26.
9. Авдеев В. И. Популяционная изменчивость *Amygdalus bucharica* Korsh. в Таджикистане // Проблемы эволюции, популяционной изменчивости и систематики растений : сб. науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л. : ВИР, 1991. Т. 139. С. 15—22.
10. Авдеев В. И. Изменчивость признаков среднеазиатских видов рода *Microcerasus* Webb // Растительные ресурсы. 1992. Том 28, вып. 3. С. 109—119.
11. 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. 238 с.
12. Авдеев В. И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. Оренбург : Издат. центр ОГАУ, 2012. 408 с.
13. Авдеев В. И. Введение в генетическое фиторесурсоведение. Оренбург : ОГПУ, 1999. 52 с.

Поступила в редакцию 01.02.2014 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

UDC 578.087.1+575:591.526

V. I. Avdeev

Methods of phytobiometrics. Distribution of characteristic values in populations of *Microcerasus Webb*, *Amygdalus L.*, *Louiseania Carr.*, *Armeniaca Scop.* (*Rosaceae*) in mountain Central Asia

The data on types of a subfamily of plums (*Prunoideae Focke*) helped to reveal important distribution features of characteristic value “mass of a stone” in natural populations of *Microcerasus Webb*, *Amygdalus L.*, *Louiseania Carr.* as well as in cultigen population of *Armeniaca vulgaris Lam.* growing in mountain Central Asia (Pamiro-Alay and Central Tien Shan).

Key words: mountains of Central Asia, micro cherry, almonds, louiseania, apricot, variability and biostatistic distribution of characters, forms of natural selection.

Avdeev Vladimir Ivanovich, Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru