

## МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВИДОВ РОДА ЖИТНЯКА *AGROPYRON GAERTN*

© 2016 С.И. Неуймин<sup>1</sup>, С.А. Шавнин<sup>1</sup>, А.А. Монтиле<sup>1</sup>, А.И. Монтиле<sup>2</sup>, С.И. Кацман<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург

<sup>2</sup> Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург

<sup>3</sup> Уральский федеральный университет, Екатеринбург

Статья поступила в редакцию 19.10.2016

На основе закона гомологических рядов Н.И. Вавилова разработан математико-статистический подход к классификации элементов признаков растений, формально выраженных в виде значений частот интегрального показателя системы сжатых отображений (Ип ССО). Установлены общие закономерности частот, характеризующих числовые значения Ип ССО. Данные характеристики набора показателей отображают внутривидовое разнообразие, вызванное различными условиями произрастания представителей одного вида. При последовательном упорядочивании средних значений показателя наблюдаются видоспецифичные изменения распределения частот. На примере трех видов житняка показана перспективность данного метода для изучения внутривидовой и межвидовой изменчивости фенотипических признаков.

*Ключевые слова:* гомологический ряд, дискретная система, элементы признака, фенотипическая изменчивость растений, внутривидовая изменчивость.

*Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционных проектов УрО РАН №15-12-4-35*

### ВВЕДЕНИЕ

Одним из продуктивных в естественных науках методологических подходов является построение теоретических систем, упорядочивающих различные процессы, объекты и структуры, опираясь на периодически повторяющиеся значения отобранных для параметрического описания наборов признаков. В биологии использование свойства периодических повторений, а именно гомологичной изменчивости качественных признаков у различных видов и родов началось в XIX веке. «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» Н.И. Вавилова [1] позволил систематизировать большой объем материала растительного происхождения. В последующем гомологичная изменчивость широко рассматривалась в классификации живых организмов.

*Неуймин Сергей Иосифович, кандидат биологических наук, доцент, заведующий лабораторией Интродукции травянистых растений. E-mail: sergneu@mail.ru*

*Шавнин Сергей Александрович, доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник лаборатории Экологии древесных растений.*

*E-mail: sash@botgard.uran.ru*

*Монтиле Андрей Андреевич, младший научный сотрудник лаборатории Экологии древесных растений.*

*E-mail: org17@mail.ru*

*Монтиле Андрей Иосифович, кандидат технических наук, доцент кафедры Информационных технологий и моделирования. E-mail: amontile@gmail.com*

*Кацман Симха Иделевич, кандидат физико-математических наук, доцент кафедры Высшей математики. E-mail: simha.katsman@mail.ru*

Особо подчеркивается гомология фенотипической изменчивости в группах различных таксонов. Важную роль для установления связи наследственности с изменяющимся особым образом значениями специфических признаков, позволяющей разделять таксоны и конкретизировать видовую принадлежность организмов, играет понятие радикала – признака, как правило качественного, наблюдаемое наличие или степень выраженности которого у данной особи однозначно относит ее к соответствующему роду или виду. При этом закон гомологических рядов описывает фиксированную совокупность качественных признаков видов в известные моменты их развития.

Существующие подходы к изучению фенотипической изменчивости основываются на свойстве организмов адаптироваться специфичным, обусловленным наследственностью конкретного организма, образом к определенным условиям внешней среды. Фенотип в данном контексте по существу является носителем наследственной информации, реализованной в конкретных условиях окружающей среды [2-4].

Современные популяционно-генетические модели естественного отбора оценивают приспособленность, разделяя ее на некоторое множество компонент, выделяемых по различным параметрам (морфологическим, физиологическим, фенотипическим), которые, в первую очередь, наблюдаемы и значимы при изучении взаимодействия как организмов, так и видов со средой. По мнению В.Г. Черданцева [5, с. 8] модель должна содержать относительно небольшое

число компонент, изменение которых является «тем лимитирующим звеном изменения общей приспособленности, и которые не коррелируют, а именно конкурируют друг с другом». Необходимо отметить, что «конкуренция» различных фенотипических модификаций подразумевает выбор одного из множества направлений адаптации. Специфическим для каждого из них являются не только различные диапазоны значений признаков, но и сами наборы признаков, ассоциируемые с этими «компонентами». Отдельный организм, как целостная система, реагирует на изменения среды согласованным изменением качественных и количественных признаков, рассматриваемых в совокупности как его фенотип. Важным представляется наследование динамических характеристик непрерывно протекающих многоуровневых биологических процессов, обеспечивающих адаптацию. В каждой конкретной ситуации общность и несовпадения в генотипе представителей одного вида могут предопределить сходную динамику изменений одного подмножества признаков и различную – другого. При этом само разбиение признаков на подмножества, отображающие влияние конкретных средовых факторов, может характеризовать унаследованные различия.

В настоящее время известен ряд моделей элементарного эволюционного процесса, связанного с образованием разновидностей внутри популяции, и, тем самым, с динамическими аспектами видообразования [6-9]. Понимание влияния наследственности не только на значения или диапазоны значений отдельных качественных и количественных признаков, изменяющихся в процессах адаптации, но и на сами наборы варьирующих признаков, позволяет расширить понятие «радикала», введенное Н.И. Вавиловым. Содержание расширения заключается в возможности учета предопределяемых наследственностью сходства и различия отдельных групп признаков, играющих ведущую роль в процессах адаптации к конкретным условиям среды.

Необходимо отметить, что применение пространственных методов многомерного статистического анализа, таких как множественный дисперсионный, факторный или дискриминантный для описания и отображения механизмов фенотипической изменчивости не всегда является исчерпывающим, поскольку не позволяет учитывать в полной мере иерархичность признаков, их многоуровневую соподчиненность в отношении друг к другу. Также не достаточны стандартные способы формального ранжирования значимости признаков при их анализе. Все признаки, как правило, рассматриваются равноправно принадлежащими одному уровню описания, ранжирование же происходит в рамках определенной достаточно узкой модели, как правило, линейной. Существенные трудности возникают в случае

необходимости обработки множества наборов элементов признаков, измеренных для фенотипа одной особи, влекущие за собой необходимость значительного усреднения и дальнейшей работы с усредненными величинами.

Ранее были проведены исследования закономерностей изменений «относительно пространственно ориентированных» (ОПрО) признаков фенотипа видов рода житняка [10, 11]. При разработке новых методов анализа комплексов фенотипических признаков, проводимой в рамках данного подхода, основное внимание уделялось изучению возможности анализа результатов измерений ОПрО характеристик генеративной сферы растений, получения способа вычисления обобщенного признака – «идентификатора», на основе преобразования измеренных элементов признаков и их совокупностей. Данный способ учитывает порядок вклада признаков отдельных морф популяции в общий морфотип. В дальнейшем проводился системный анализ совокупностей элементов признаков на основе введенного ранее «интегрального показателя системы сжатых отображений» (Ип ССО) [12, 13]. Целью настоящей работы являлось проведение анализа изменчивости комплекса признаков генеративных органов двух видов рода житняка *Agropyron Gaertn.* на основе обобщения частотных характеристик значений Ип ССО и использования дискретных систем элементов признаков, позволяющих получать значения сложного идентификатора для каждого отдельного растения.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

### Объекты исследования

Объектами исследований являлись два вида житняка, произрастающих на территории Южного Урала: житняк пустынный – *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. и житняк гребенчатый – с тремя подвидами *A. cristatum* subsp. *pectinatum* (Bieb.) Tzvel., *A. cristatum* subsp. *cristatum*, *A. cristatum* subsp. *Kazachstanicum* Tzvel. Сборы материала проводились на профильных участках, заложенных на разной высоте над уровнем моря, для анализа были выбраны типичные местообитания. Таксономическая принадлежность изучаемых видов установлена в соответствии с системой злаков Н.Н. Цвелева [14]. На примере 870 особей житняка, генеративная сфера каждой из которых представлена системой из 10 элементов, проведено измерение по 21 признаку. Всего измерено 170100 параметров генеративной сферы. Промер проекций элементов признаков проводился в графическом пакете программы CorelDRAW GraphicsSuite X3. Статистическая обработка материала и построение спектрограмм выполнялись с использованием программы анализа палеонтологических, экологических и

др. данных Past [15]. Расчет интегрального показателя системы сжатых отображений (Ип ССО) [12, 16], а также обработка результатов измерений элементов признаков проводились в разработанном нами программном модуле Radical [18].

### Дискретные системы элементов признаков, формирующие сложный идентификатор

Выделяемые при анализе фенотипа растения дискретные элементы и их совокупности характеризуются последовательностями признаков, именуемых нами «элементами признака». Совокупность значений данных элементов признака у различных структур фенотипа обозначается термином «дискретная система», которая обладает свойством целостности и описывается на более высоком уровне признаками, выражаемыми через свои элементы. Вводя понятие «дискретной системы», мы обращаем внимание на иерархическую соподчиненность повторяющихся элементов признака морфологической конструкции растения, а также на определенный, сформированный в процессе развития под влиянием многих внешних и внутренних факторов характер состава фенотипического признака. Например, высота злакового растения определяется суммой длин междоузлий соломины и суммой длин сегментов центральной оси соцветья. Количественное выражение признаков дискретной системы однозначно определяется посредством суммирования элементов (или же применения некоторой сложной формулы к последним). При выделении более чем двух соподчиненных уровней анализа конструктивных особенностей фенотипа, возможно применение дополнительного иерархического подразделения (длина соломины, длина центральной оси колоса и т.д.).

Введение понятия дискретной системы подчеркивает абстрактно-смысловое представление о пространственной направленности развития признака, его относительности в системе параметров и признаков фенотипической конструкции. При этом закономерно встает вопрос об учете состава дискретной системы в морфологическом описании растения и выявлении механизмов фенотипической изменчивости. Еще в начале прошлого века рядом ученых была предпринята попытка раскрытия свойств отдельных признаков и использования их в качестве радикала [1, 8, 17]. По их мнению, при детальном изучении радикалов складывается более сложное представление о составе, однозначности и о самой возможности выявления таких признаков для некоторых изучаемых видов и подвидов, что позволяет говорить об изменчивости радикала. Как правило, радикал у видов не бывает представлен только одним признаком, но может выражаться рядом из значительного числа вариантов. Е.Н. Синская [17] указывала на 11 наиболее часто

встречающихся в практике исследователей популяций и систематиков типов параллелизма рядов. Из них выделяется особая категория – рядовая изменчивость количественных признаков, которые наследуются в соответствии с генетической теорией «множественных факторов». Например,  $a_1, a_2, a_3, a_4, a_5, \dots$  – ряд, в котором можно предполагать «квантированность» в процессах усиления или ослабления одного и того же признака или свойства. Параллельные ряды проявляются не только в отношении отдельных признаков, но и при сравнении групповой изменчивости [17].

Рассмотрим способ преобразования количественных признаков и построения на их основе числового идентификатора, который может быть использован в роли сложного радикала, для отдельных видовых представителей рода *Agropyron* Gaertn.: *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *A. cristatum subsp. kazachstanicum* Tzvel. и *A. cristatum subsp. pectinatum* (Bieb.) Tzvel. Пусть популяционный состав определен набором экоморф – устойчивых состояний фенотипа, реализованных в процессе онтогенеза и соответствующих конкретным организмам **A, B, C, D, ...**, каждый из которых описывается последовательностями признаков дискретных систем (ДС) **a, b, c, d, ...** [13]. При последовательном сочетании числовых значений элементов ДС возможно выделение их наиболее информативной интегральной совокупности по вкладу в числовое выражение идентификатора. В зависимости от взаимной выраженности признаков, характера их проявления в описываемой совокупности морфологических особенностей представителей рассматриваемых подвидов житняка в качестве идентификатора может выделяться как один признак ДС, так и набор признаков, содержащий несколько из исходных, с учетом их значимости.

В табл. 1 представлена система повторяющихся элементов ДС **a**. Аналогичные таблицы составляются для ДС **b, c, d, ...** Растения, представляющие экоморфы – **A, B, C, D, ...** характеризуются наборами пространственно ориентированных элементов признаков, соответствующих данным ДС. В рассматриваемом случае наборы элементов признака, соответствующих ДС: **a** – угол отклонения колосковой чешуи от центральной оси колоса; **b** – расстояние от основания колосковой чешуи до остевидного заострения; **c** – длина остевидного заострения; **d** – общая длина колосковой чешуи. Обращает на себя внимание гомология повторяющихся элементов признака, соответствующих отдельной дискретной системе. Так, экоморфа **A** имеет гомологичные ряды в последовательностях периодически повторяющихся элементов и образует совокупности элементов признаков  $(a_{1A}, a_{2A}, a_{3A}, \dots, a_{kA}), (b_{1A}, b_{2A}, b_{3A}, \dots, b_{kA}), (c_{1A}, c_{2A}, c_{3A}, \dots, c_{kA}), (d_{1A}, d_{2A}, d_{3A}, \dots, d_{kA})$ . Соответственно, экоморфа **B**:  $(a_{1B}, a_{2B}, a_{3B}, \dots, a_{kB}), (b_{1B}, b_{2B}, b_{3B}, \dots, b_{kB}), (c_{1B}, c_{2B}, c_{3B}, \dots, c_{kB}), (d_{1B}, d_{2B}, d_{3B}, \dots, d_{kB})$ .

**Таблица 1.** Система повторяющихся элементов ДС **a**.

В аналогичных таблицах для остальных ДС диапазоны индексов сохраняются неизменными

№	Экоморфы	ДС <b>a</b>	Повторяющиеся элементы ДС				
1	<b>A</b>	<b>a</b>	$a_{1A}$	$a_{2A}$	$a_{3A}$	...	$a_{kA}$
2	<b>B</b>	<b>a</b>	$a_{1B}$	$a_{2B}$	$a_{3B}$	...	$a_{kB}$
3	<b>C</b>	<b>a</b>	$a_{1C}$	$a_{2C}$	$a_{3C}$	...	$a_{kC}$
...	...	...	...	...	...	...	...

Рассмотрим общие закономерности в изменчивости гомологичных элементов признаков. На первом этапе рассчитываются средние  $\bar{x}a_i, i = 1, \dots, k$  по всем экоморфам ( $N$  – количество экоморф или особей) в повторяющихся рядах элементов признака, соответствующих столбцам табл. 1:

$$\bar{x}a_i = \frac{\sum_{X=A,B,C,\dots} a_{iX}}{N}, i = 1, \dots, k, (1)$$

где  $a_{iX}$  – значения в таблице, суммирование проводится по индексу экоморфы. Аналогичные средние рассчитываются для каждой ДС.

Далее проводится последовательное преобразование элементов ДС, находящихся в ячейках таблицы, в относительные величины через золотое сечение согласно нижеприведенной формуле. Применение золотого сечения обусловлено выбором наиболее подходящей пропорции, в которой преобразованные значения будут относиться к 100 % (1,0) выраженности признака.

$$\alpha_{iX} = \frac{a_{iX}}{\bar{x}a_i} * 0,618, X = A, B, C, \dots, i = 1, \dots, k (2)$$

Преобразование проводится для всех ДС.

Находится суммарная величина наборов элементов признаков ДС (СЭП) **a, b, c, ...** Суммирование проводится по элементам ( $\sum_i \alpha_{iA} = \sum_{i=1}^k \alpha_{iA}$ ) для каждой экоморфы. Результаты для двух ДС **a** и **b** представлены в табл. 2.

Расчет общего среднего **S** для всех экоморф и для всех ДС производится по формуле:

$$S = \frac{\sum_{X=A,B,C,\dots} \sum_{\chi=\alpha,\beta,\gamma,\dots} (\sum_i \chi_{iX})}{Nn}, (3)$$

где  $N$  – количество экоморф,  $n$  – количество ДС. Суммирование проводится по двум соответствующим индексам.

Далее следует преобразование суммированных элементов признаков (значений в ячейках

таблицы 2:  $\sum_i \chi_{iX}$ ), по их вкладу в совокупное среднее **S** через золотое сечение.

$$[a]_X = \frac{S}{\sum_i \alpha_{iX}} * 0,618, X = A, B, C, \dots, i = 1, \dots, k (4)$$

Преобразованные таким образом величины суммируются по экоморфам. В результате получается последовательность значений, каждое из которых соответствует своей ДС для всей выборки (популяции):

$$[a] = \sum_X [a]_X, [b] = \sum_X [b]_X, [c] = \sum_X [c]_X, [d] = \sum_X [d]_X, \dots$$

Набор значений **[a], [b], [c], [d], ...** упорядочивается по возрастанию. Производится иерархическая классификация с усреднением в приведенном ряду, в основу которой заложен следующий принцип «естественного» разбиения на равнопротяженные классы. Классифицируемая последовательность представляет собой возрастающий ряд на числовой оси. Начальное количество классов определяется равным количеством значений в наборе. Классы являются равновеликими промежутками, на которые делится отрезок между наименьшим и наибольшим значениями, каждый из них должен быть не пустым. Если промежуток, соответствующий некоторому классу, целиком лежит между двумя последовательными значениями ряда, количество классов уменьшается на единицу. Так происходит до тех пор, пока все классы не будут содержать, по крайней мере, по одному значению. При этом результирующее их количество может быть много меньше исходного.

По окончании классификации происходит усреднение внутри каждой из полученных групп. Усредняются значения **[a], [b], [c], [d], ...**, а также для каждой экоморфы **X** значения **[a]<sub>X</sub>, [b]<sub>X</sub>, [c]<sub>X</sub>, [d]<sub>X</sub>, ...**

Для ряда усредненных значений снова повторяется процедура классификации и усреднения в группах до тех пор, пока в последовательности не останется всего два значения. В результате, обеспечивается иерархическое сведение ДС к единому значению сложного идентификатора. Из оставшихся величин последняя соответствует

**Таблица 2.** Системы суммированных элементов ДС **a** и **b**

№	Экоморфы	ДС <b>a</b>	СЭП <b>a</b>	ДС <b>b</b>	СЭП <b>b</b>
1	<b>A</b>	<b>a</b>	$\sum_i \alpha_{iA}$	<b>b</b>	$\sum_i \beta_{iA}$
2	<b>B</b>	<b>a</b>	$\sum_i \alpha_{iB}$	<b>b</b>	$\sum_i \beta_{iB}$
3	<b>C</b>	<b>a</b>	$\sum_i \alpha_{iC}$	<b>b</b>	$\sum_i \beta_{iC}$
...	...	...	...	...	...

признакам, имеющим наибольшую выраженность и наибольший суммарный вклад в морфотип анализируемой популяции. Это значение (свое для каждой экоморфы) и является числовым идентификатором, который в дальнейшем используется для сравнения отдельных растений и экоморф в пределах ценопопуляции в качестве обобщающего признака.

**Метод анализа фенотипической изменчивости в популяции посредством построения спектров частот Ип ССО**

Проведенный расчет единого по составу для всех экоморф популяции идентификатора, по-

зволяет перейти к дальнейшему анализу измененных элементов ДС, представленных на первоначальном этапе (таблица 1). Он предполагает использование полученного идентификатора и проводится по методу, схема которого представлена на рис. 1. Алгоритм применяется к последовательностям числовых значений элементов ДС, сгруппированным для каждой экоморфы, и имеет следующие основные этапы:

1. Первичная унификация последовательностей гомологичных элементов признаков посредством применения Ип ССО.

2. Транспонирование и добавление идентификаторов (например,  $R_1, R_2$ ), затем последовательное суммирование соответствующих значе-

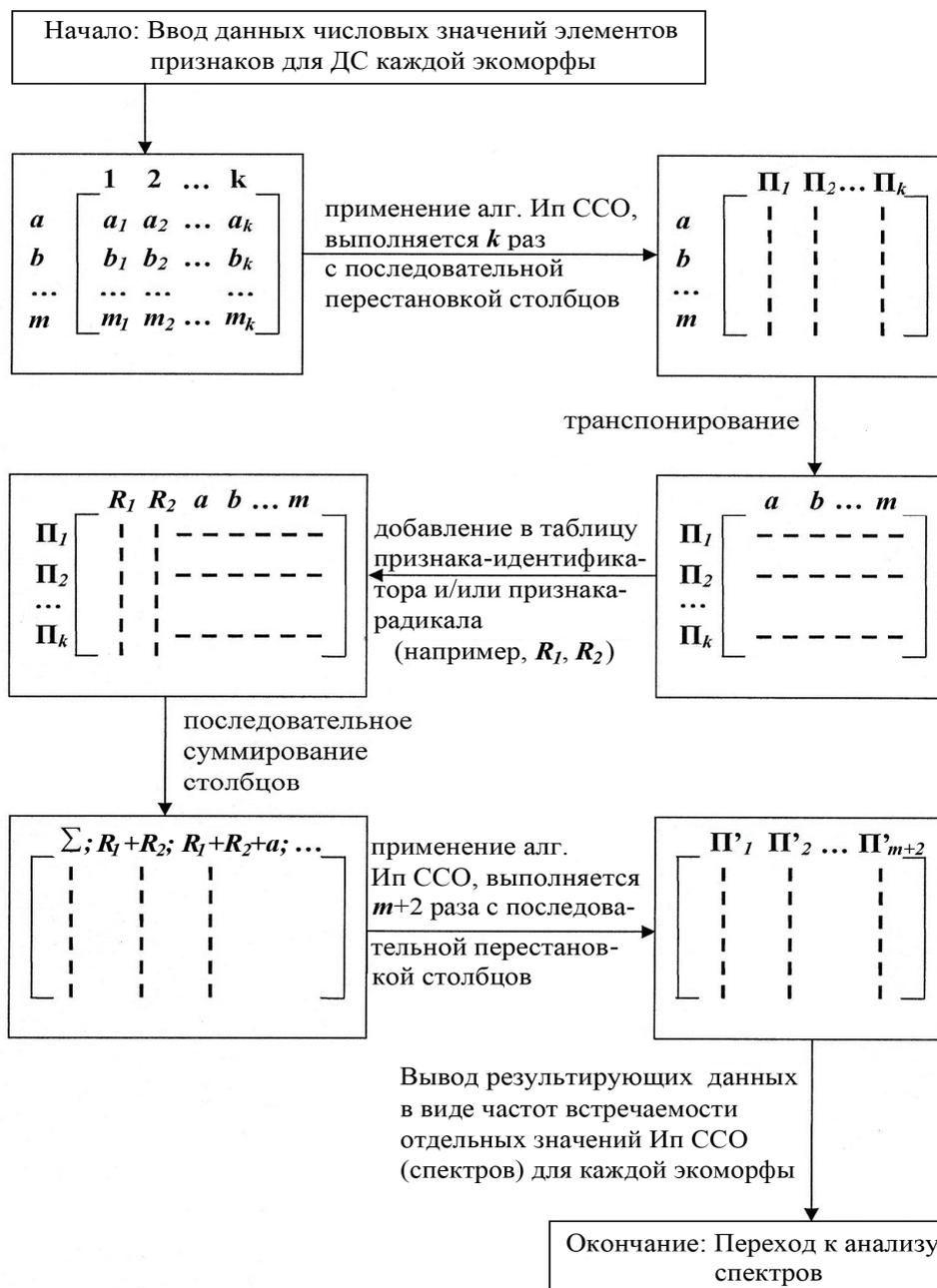


Рис. 1. Информационная блок-схема алгоритма обработки элементов признаков с использованием двух признаков идентификатора и/или радикала, результатом которого является построение спектра частот Ип ССО для отдельных экоморф

ний и унифицированных данных по схеме:  $R_1 + R_2 = R$ ,  $R + a = Ra$ ,  $Ra + b = Rab$ ,  $Rab + c = Rabc$  и т.д., значком  $\Sigma$  на рис. 1 обозначена общая сумма столбцов. Наконец, повторное применение Ип ССО к суммированным данным.

3. Построение спектров частот числовых значений Ип ССО для данной экоморфы с учетом вклада идентификатора. Конкретный спектр представляет собой набор значений результирующего показателя Ип ССО и частот их встречаемости. Частота определяется количеством вхождений конкретного значения Ип ССО в результирующую таблицу, отнесенным к размеру таблицы для одного растения. При графическом отображении имеет вид толщины линии или градации цвета в шкале оттенков серого.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

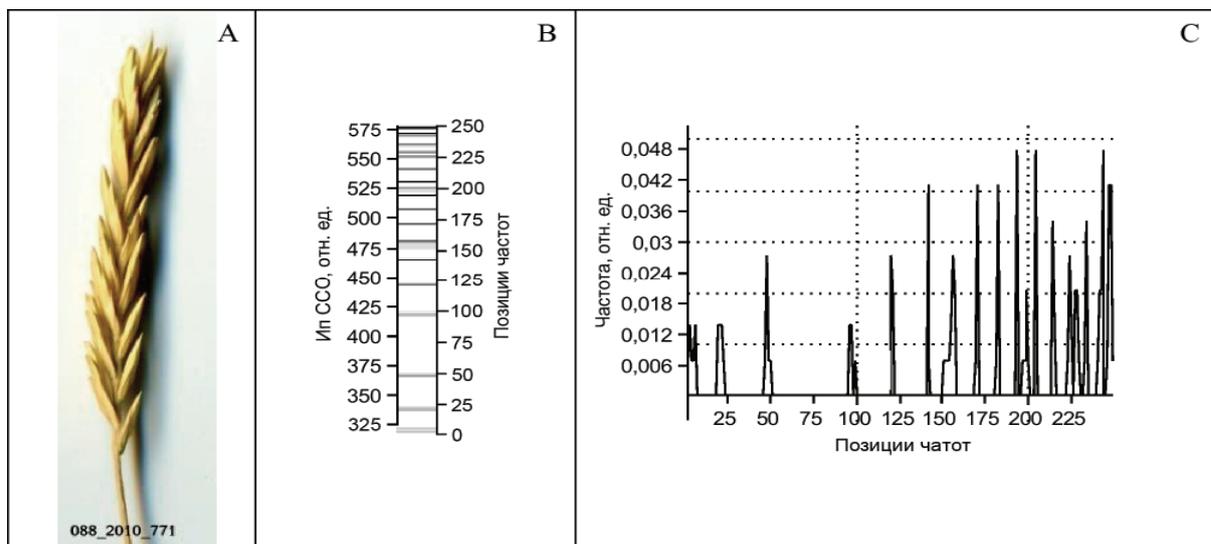
В ходе анализа количественных морфометрических признаков генеративных органов видовых представителей рода житняка установлено, что наибольший вклад в числовой идентификатор

вносят следующие ОПрО элементы признаков: угол отклонения колосковой чешуи ( $a$ ) и длина остевидного заострения цветковой чешуи ( $i$ ). В связи с этим, в качестве идентификатора было взято среднее значение данных величин. Следует заметить, что полученный сложный признак по своему значению является видоспецифичным. Так экоморфа *A. desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. Ver\_10 Des\_088\_771 имеет значение идентификатора равным 1,1. В то время как у *A. cristatum subsp. pectinatum* (Bieb.) Tzvel. Ver\_10 000\_1121 значение идентификатора равно 10,0. Вид *A. cristatum subsp. kazachstanicum* Tzvel. Leo\_08 Kaz\_798 по значению идентификатора (5,8) занимает промежуточное положение. Числовое значение идентификатора является определяющим для дальнейшего анализа полиморфизма изучаемой выборки житняка.

При анализе частот встречаемости значений вторично агрегированных посредством Ип ССО элементов наблюдаются характерные особенности их распределения в частотном пространстве. На рис. 2 – 4 приведены примеры конечных результатов изучения ОПрО элементов признаков

**Таблица 3.** Рассчитанные на завершающем этапе обработки данных значения Ип ССО (одна особь)

	П'₁	П'₂	П'₃	П'₄	П'₅	П'₆	П'₇	П'₈	П'₉	П'₁₀	П'₁₁
Элемент 1	496	412	410	421	449	483	514	538	552	557	555
Элемент 2	496	411	409	422	450	484	515	538	551	556	554
Элемент 3	497	413	411	423	449	482	513	537	551	556	554
Элемент 4	497	414	412	423	449	482	513	536	550	556	554
Элемент 5	497	414	412	422	447	480	513	537	552	557	555
Элемент 6	497	414	412	423	448	482	513	536	551	556	554
Элемент 7	497	414	412	422	448	481	513	537	551	556	554
Элемент 8	497	413	411	422	449	483	514	537	551	556	554
Элемент 9	496	413	411	422	448	482	514	538	552	557	554
Элемент 10	495	411	410	422	449	483	515	538	552	557	555



**Рис. 2.** Ип ССО и частоты ОПрО элементов признаков *A. desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., образец Ver\_10 Des\_088\_771. А – фото соцветия; В – спектр частот Ип ССО; С – относительные позиции (соответствуют порядку следования значений Ип ССО) и величины соответствующих частот

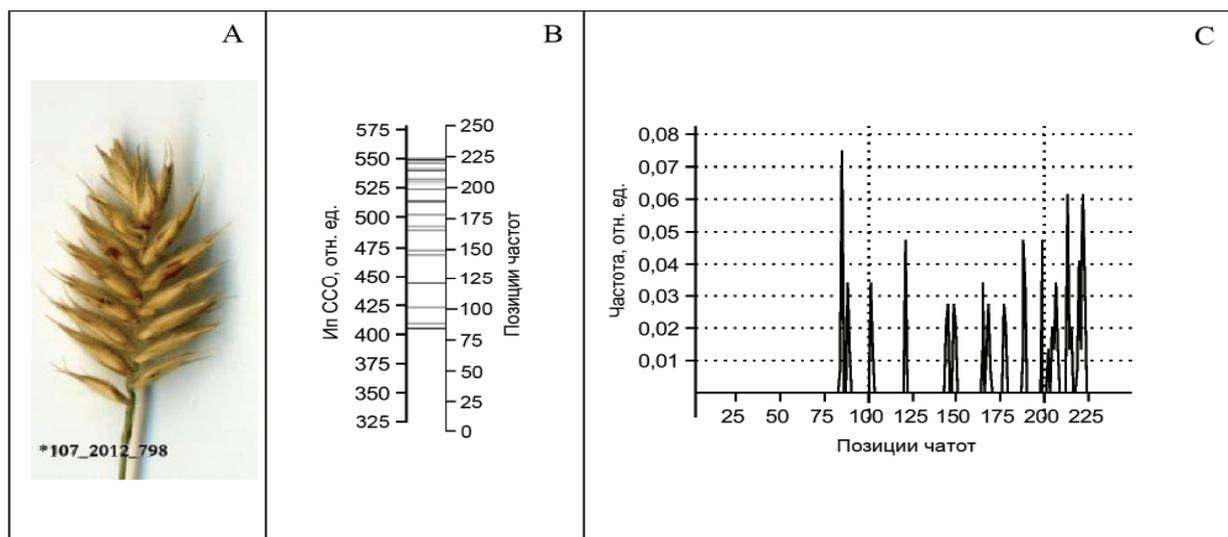


Рис. 3. Ип ССО и частоты ОПрО элементов признаков *A. cristatum subsp. kazachstanicum* Tzvel., образец Leo\_08 Kaz\_107\_798. А, В, С – аналогично рис. 2

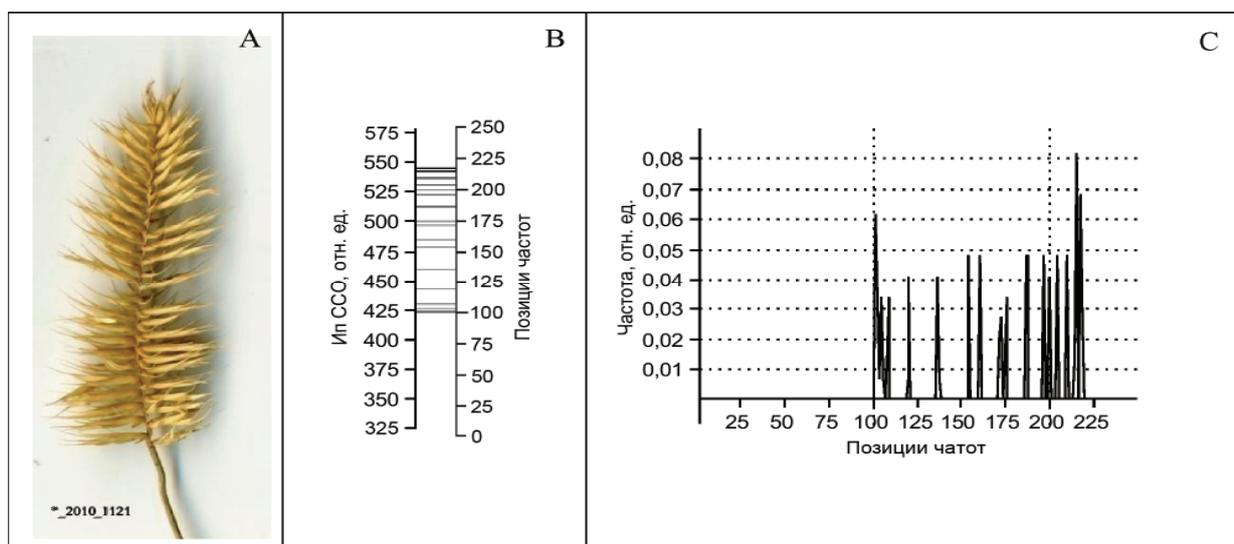


Рис. 4. Ип ССО и частоты ОПрО элементов признаков *A. cristatum subsp. pectinatum* (Bieb.) Tzvel., образец Ver\_000\_1121. А, В, С – аналогично рис. 2

отдельных растений двух видов житняка, выраженных через Ип ССО. Спектр частот в графическом отображении характеризует количество появлений данных значений Ип ССО в результирующей таблице, получаемой при обработке измерений элементов признаков описанным методом. Окончательный результат расчетов для одного растения приведен в табл. 3, строки которой соответствуют 10 выделенным повторяющимся элементам колоса житняка (Элемент 1 – Элемент 10), а по столбцам расположены величины итоговых значений Ип ССО при различной перестановке признаков ( $P_1 - P_{11}$ ). По данным таблицы, частота конкретного значения, например, 554 будет равняться  $7/110 = 0,0636$ . Частотный спектр, соответствующий одному представителю экморфы, является обобщенной характеристикой данных, аналогичных приведенным в таблице

3. Он имеет несколько отдельных локализаций значений Ип ССО, встречающихся с различной частотой. Позицией частоты в данном случае является само значение Ип ССО (рис. 2, В), также в качестве позиции может использоваться номер по порядку от минимального значения (рис. 2, С). Характер локализаций значений показателя и величин частот у рассматриваемых видов существенно отличается и отражает расхождения в фенотипических особенностях их представителей. При этом информативным является как позиционное расположение, так и величины частот в спектрах.

Так соцветие *A. desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., образец Ver\_10 Des\_088\_771 характеризуется значительным полиморфизмом в позиционной изменчивости частот. Значения Ип ССО находится в пределах от 319 до 577 (рис. 2).

Отмечается также специфичное проявление выраженности частот и их относительных позиций в графическом выражении. Особенностью строения житняка пустынного в данном примере являются характерное относительно низкое значение угла отклонения колосковой чешуи. В то же время на цветовой чешуе отсутствует остревидное заострение. Данные признаки использованы нами в составе сложного идентификатора и имеют наиболее выраженное суммарное значение при разделении двух видов житняка.

В то же время вид *A. cristatum* (L.) Beauv., представленный двумя подвидами *subsp. kazachstanicum* (Tzvel.), образец Leo\_08 Kaz\_107\_798 и *subsp. pectinatum* (Bieb.) Tzvel., образец Ver\_000\_1121, имеет свои характерные распределения позиций частот (рис. 3, 4). Так житняк казахстанский по позициям значений Ип ССО находится в пределах от 411 до 550, в то время как житняк гребневидный – от 425 до 546. При этом они также различаются и по отдельным позициям частот.

Частотные распределения спектров, соответствующих рассматриваемым экоморфам, характеризуются следующим. На рис. 2 спектр экоморфы Ver\_10 Des\_088\_771 вида *A. desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. обладает двумя интервалами локализации частот: в области значений Ип ССО от 319 до 377 и от 420 до 577 (в выражении пронумерованных позиций от 1 до 50, и от 98 до 250, соответственно). Наибольшее сгущение наблюдается в правой его части в районе значений 520–575 (позиции 190–250). Относительно низкие величины частот (0,012–0,025) наблюдаются в левой части спектра (Ип ССО, первый интервал локализации). Максимальные пики (частота 0,048) расположены вблизи значения Ип ССО 525 (позиция 200).

На рис. 3 для экоморфы Leo\_08 Kaz\_107\_798 вида *A. cristatum subsp. kazachstanicum* Tzvel. отсутствует левый интервал локализации, однако границы основного интервала сдвинуты в меньшую сторону, находятся в районе значения Ип ССО 411–550 (позиции 85–225), при этом граничные значения обладают наибольшими пиками частоты (0,062–0,075), заметно более высокими, чем для предшествующей экоморфы. Пониженные частоты (0,028–0,034) наблюдаются в середине интервала. Основное сгущение, как и ранее, находится в правой части спектра (Ип ССО 520–550, позиции 190–225).

Схожая со спектром рисунка 3 ситуация имеет место и для спектра рис. 4, экоморфы Ver\_000\_1121, вид *A. cristatum subsp. pectinatum* (Bieb.) Tzvel.: единственный основной интервал локализации частот (Ип ССО 425–546, позиции 100–220), немного более узкий чем на рис. 3, максимальные пики частот (0,062–0,082) расположены на границах интервала, пониженные величины частот (0,032–0,042) – в середине и в

левой части, основное сгущение – в районе Ип ССО 520–546 (позиции 190–220). В целом, спектры двух последних экоморф, относящихся к двум подвидам одного вида, более сходны между собой и значительно отличаются от спектра первой.

Таким образом, изменение позиций частот Ип ССО связано с числовой величиной сложного идентификатора и позволяет различать виды, а также характеризует внутривидовую изменчивость.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В предложенном методе построения сложного идентификатора участвует выделенный набор признаков дискретных систем, состав которого может варьировать в зависимости от условий, времени и места сбора изучаемого растительного материала. Данное изменение наряду с изменением самих величин признаков свидетельствует об особенностях приспособления данных видов к условиям экотопа. Идентификатор, являясь адаптивным к выборке, позволяет различать внутри- и межвидовой полиморфизм по комплексу морфологических признаков и характеризует конкретную ценопопуляцию, произрастающую в данных условиях. Описанный метод позволяет выстраивать и сопоставлять между собой ряды комплексных (частотных) характеристик экоморф в зависимости от значений идентификатора (и/или радикала), выявляя при этом как сходные так и различающиеся фенотипические характеристики близких видов. Данная особенность метода позволяет более детально и глубоко раскрывать возможности применения закона гомологических рядов в наследственной изменчивости для изучения близких видов растений, произрастающих в естественных условиях.

Анализ позиций частот и величин Ип ССО при сравнении 3-х изученных таксонов свидетельствует о значительном различии характеристик Ип ССО на межвидовом уровне и менее явном, но существенном отличии у подвигов одного вида. Представленный на примере рода житняка *Agropyron* Gaertn. подход позволяет классифицировать видовое многообразие, а также на основании известных по группе позиций частот предполагать гомологичные позиции (совпадающие блоки) частот в соседних биотипических группах. По-видимому, предлагаемая методика перспективна также при изучении генотипической и фенотипической изменчивости других таксономических групп растений.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Тр. III Всероссийского селекционного съезда в Саратове. Саратов. 1920. 58 с.
2. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.

3. Ли Ч. Введение в популяционную генетику [пер. с англ.]. М.: Мир, 1978. 555 с.
4. Gould S. J., Lewontin R. S. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. London. 1979. Vol. B205. P.581-598.
5. Черданцев В.Г. Морфогенез и эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. 360 с.
6. Креславский А.Г. Отбор по структурированным признакам и направленная эволюция // Журнал общей биологии. 1987. Т.49. С. 243-250.
7. Креславский А.Г. О происхождении морфологических инноваций. Современная эволюционная морфология. Киев: Наукова думка, 1991. С. 176-189.
8. Синская Е.Н. Проблемы популяционной ботаники. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. Т 1. 194 с.
9. Синская Е.Н. Проблемы популяционной ботаники. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. Т 2. 402 с.
10. Неуймин С.И., Темирбекова С.К., Кошелева Е.А. Новый подход к анализу пространственно ориентированных параметров генеративной сферы (на примере рода *Agropyron Gaertner*). Культурные растения для устойчивого сельского хозяйства в XXI веке (иммунитет, селекция, интродукция): к 110-летию академика ВАСХНИЛ и Россельхозакадемии М. С. Дунина: Т. 4. Ч. 2. Москва, 2011. С. 270-273.
11. Неуймин С.И., Темирбекова С.К., Филатенко А.А. Паспортизация экотипического полиморфизма житняка гребневидного *Agropyron cristatum* subsp. *pectinatum* (Beauv.) Tzvel. и житняка пустынного *A. desertorum* (Fisch. ex Link) Schult // Вестник РАСХН. 2011. № 1. С. 70-75.
12. Неуймин С.И., Монтиле А.И., Шавнин С.А. Модель сжатия совокупности эпигенетических признаков растений в виде интегрального показателя // Электронный журнал «Математическая биология и биоинформатика». 2007. Т.2. № 1. С. 154-159.
13. Эпигенетические закономерности систем изменчивости (на примере *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.) / Неуймин С.И., Шавнин С.А., Монтиле А.И., Монтиле А.А. // Известия Самарского научного центра российской академии наук. 2009. Т. 11. № 1(7). С. 1527-1532.
14. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Ленинград: Наука, 1976. 788 с.
15. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica, 2001. Vol. 4(1). 9 pp.
16. Неуймин С.И. Система изменчивости пшеницы эфиопской (*Triticum aethiopicum* Jacqz.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1991. 19 с.
17. Синская Е.Н. Об уровнях группового приспособления в растительных популяциях. В: Проблема популяций у высших растений. Л., 1961. Вып. 1. С. 65—66.
18. Использование закономерностей морфологических элементов при анализе измеряемых характеристик биологических объектов (на примере *Silybum tataricum* (L.) Gaerth.) / Шавнин С.А., Неуймин С.И., Монтиле А.А., Кошелева Е.А., Монтиле А.И. // Вестник ИРГСА. 2011. Вып. 44, ч. 5. С 139-149.

## MATHEMATICAL ANALYSIS OF THE GENERATIVE ORGANS CHARACTERISTICS VARIABILITY OF SPECIES OF WHEATGRASS *AGROPYRON GAERTN*

© 2016 S.I. Neuymin<sup>1</sup>, S.A. Shavnin<sup>1</sup>, A.A. Montile<sup>1</sup>, A.I. Montile<sup>2</sup>, S.I. Katsman<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Botanical Garden, Ural Branch of Russian Academy of Science, Yekaterinburg

<sup>2</sup> Ural State Forest Engineering University, Yekaterinburg

<sup>5</sup> Ural Federal University, Yekaterinburg

On the basis of homologous series N.I. Vavilov's law the mathematical-statistical approach to the classification of attributes elements of plants is developed. These elements are formally expressed as frequency values of the integral parameter of compressed mappings system (Ip CMS). There are established general consistent patterns of frequencies, which characterize numerical values of Ip CMS. These characteristics of a set of indicators represent diversity within species, caused by different growing conditions for the representatives of one species. At sequential ordering of the parameters average values species-specific changes in the distribution of frequencies are observed. Prospect of applying the method to study intraspecific and interspecific variability of phenotypic attributes is presented by analyze of 3 wheatgrass species.

**Keywords:** homologous series, discrete system, elements of attribute, phenotypic variability of plants, intraspecific variability.

Sergey Neuymin, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Head of the Introductions of Herbaceous Plants Laboratory. E-mail: sergneu@mail.ru

Sergey Shavnin, Doctor of Biological Sciences, Professor, Leading Research Fellow of Ecology of Woody Plants Laboratory. E-mail: sash@botgard.uran.ru

Andrey A. Montile, Associate Research Fellow of Ecology of Woody Plants Laboratory. E-mail: org17@mail.ru

Andrey I. Montile, Candidate of Technical Sciences, Associate Professor at the Information Technologies and Modeling Department. E-mail: amontile@gmail.com

Simha Katsman, Candidate of Physical-Mathematical Sciences, Associate Professor at the Higher Mathematics Department. E-mail: simha.katsman@mail.ru