

УДК 581.524:591.50

## ДЕТАЛЬНОЕ РАЗЛОЖЕНИЕ ДИСПЕРСИИ НА КОМПОНЕНТЫ ПРИ АНАЛИЗЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЕТАМЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ (на примере *Prunus divaricata*)

Л. А. ГРИЦЕНКО, В. В. ГРИЦЕНКО

(Кафедры физиологии растений и энтомологии)

Для оценки изменчивости популяций клонообразующих растений предложен метод детального разложения дисперсии метамерных количественных признаков. Учет признаков одних и тех же особей в разные годы и сопоставление их изменчивости в популяции и в пределах клонов дают более точные оценки генотипической изменчивости и взаимодействия генотип  $\times$  среда, а также оценки негенетической изменчивости на уровне клона и особи. Приведены результаты данного метода в оценке изменчивости природной популяции алычи *Prunus divaricata*.

Дисперсионный анализ изменчивости количественных признаков основан на разложении общей фенотипической дисперсии ( $\sigma_p^2$ ) на генотипическую ( $\sigma_G^2$ ) и средовую ( $\sigma_E^2$ ) компоненты:

$$\sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2.$$

Вклад генотипической компоненты в общую дисперсию (коэффициент внутриклассовой корреляции —  $r_w$ ) служит мерой наследуемости, генетической детерминации признака:  $h^2 = r_w = \sigma_G^2 / \sigma_p^2$  [7, 2, 10].

Разработанный в селекционно-генетической практике этот анализ также с успехом используется в популяционно-генетических исследованиях, а показатель  $r_w$  слу-

жит не только характеристикой отдельных признаков, но и мерой генетической гетерогенности популяций [3, 5].

Однако точное выделение генотипической компоненты дисперсии требует анализа признака в ряде поколений у родственных групп особей. Это условие трудно осуществимо в полевых исследованиях популяций многих объектов. Частичным решением данной проблемы стала разработка экспрессных методов анализа, не требующих смены поколений, например метода Шрикганди [14] или метода фоновых признаков [1]. Среди них наиболее доступен анализ изменчивости метамерных признаков, применяющийся

в основном в исследованиях природных популяций древесных растений [9, 4, 8]. Этот метод основан на учете у каждой особи ряда метамерных, повторяющихся органов (например, листьев), что позволяет разложить фенотипическую дисперсию на две компоненты:

$$\sigma_p^2 = \sigma_A^2 + \sigma_\pi^2.$$

Компонента  $\sigma_\pi^2$  — паратипическая (внутрикронная) дисперсия учитывает изменчивость признаков метамерных органов в пределах особи, т. е. значительную часть средовой изменчивости, определяемую неоднородностью условий формирования метамерных органов особи (микросреда) и спонтанными отклонениями органаогенеза. При вычлениении этой компоненты из фенотипической дисперсии остается компонента различий между особями —  $\sigma_A^2$ , имеющая комплексную эколого-генетическую обусловленность. Она определяется как генотипическими различиями между особями, так и разнообразием условий их произрастания (макросреды) и другими негенетическими, например возрастными, факторами. Вклад этой компоненты в дисперсию  $\sigma_A^2 = \sigma_A^2 / \sigma_p^2$  может служить приближительной, на уровне верхнего предела, мерой генетической гетерогенности популяций.

Более полный анализ изменчивости можно провести, учитывая метамерные признаки одних и тех же особей в течение ряда лет. Это позволяет перейти к двухфакторному дисперсионному анализу с выделением компоненты дисперсии  $\sigma_B^2$  — «год», отражающей

влияние временного варьирования среды, и компоненты  $\sigma_{AB}^2$  — «особь-год», учитывающей разнообразие реакций особей на изменения условий года:  $\sigma_p^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_{AB}^2 + \sigma_\pi^2$ .

Вклады этих компонент в общую дисперсию:  $R_A + R_B + R_{AB} + R_\pi = 100\%$  оценивают доли влияния соответствующих факторов в изменчивости.

Дальнейшая детализация в рамках одно- и двухфакторных схем дисперсионного анализа возможна у клонообразующих (например, корнеотпрысковых) растений путем сопоставления изменчивости различных клонов или отдельных особей с изменчивостью клоновых особей — растений в пределах одного клона. Если в первом случае изменчивость имеет эколого-генетическое определение, то во втором — обусловлена полностью негенетическими факторами — разнообразием условий в пределах клона (мезосреда), возрастными различиями, отклонениями онтогенеза. Сопоставление результатов дисперсионного анализа у одиночных и клоновых особей дает частичное разложение комплексных компонент  $\sigma_A^2$  и  $\sigma_{AB}^2$  на генотипическую и средовую составляющие.

Данный подход использован нами в анализе изменчивости количества признаков алычи *Prunus divaricata*.

## Методика

Использовался материал, полученный в изолированной популяции дикорастущей алычи на Гунибском плато во Внутреннегор-

ном Дагестане в течение 3 последовательных лет [6]. Алыча гунибской популяции представлена преимущественно кустовидной формой. В популяции встречаются как отдельно растущие — одиночные особи, так и куртины — естественные клоны алычи, насчитывающие от нескольких до нескольких десятков клоновых особей. Учет признаков ежегодно проводился у 94 одиночных и 150 клоновых особей, входящих в состав 28 клонов. С каждой особи отбиралось по 10 листьев определенного положения на побеге, с разных сторон кроны. Учитывалось 7 количественных признаков листа: 1) длина черешка, 2) общая длина листовой пластинки, 3) длина листовой пластинки до уровня ее наибольшей ширины, 4) длина листовой пластинки выше уровня максимальной ширины, 5) максимальная ширина полупластинки листа, 6) число боковых жилок 1-го порядка, 7) число зубцов на 1 см края листовой пластинки.

Методы статистической обработки материала основаны на схемах однофакторного и двухфакторного дисперсионных анализов, модели II, предусматривающей разложение дисперсии на компоненты и оценку их вклада — долей влияния ( $\gamma_w$ ) в общей дисперсии [13, 11, 12].

### Результаты

Первым этапом разложения дисперсии является проведение однофакторного дисперсионного анализа, оценка вкладов компонент различия между особями для одиночных особей ( $\gamma_{AO}$ ) и клонов

( $\gamma_{AK}$ ). Ввиду высокой стабильности этих оценок приведены средние данные за 3 года (табл. 1). Доля влияния разнообразия особей систематически выше у генотипически гетерогенных одиночных особей, нежели у генотипически однородных клоновых особей. Заметны общие различия в структуре изменчивости размерных (1—5) и структурных (6—7) признаков листа. Соотношение долей влияния у клоновых и одиночных особей ( $\gamma_{AK}/\gamma_{AO}$ ) приблизительно отражает вклад негенетических (части средовых, возрастных, онтогенетических) факторов в комплексную эколого-генетическую компоненту  $\sigma_A^2$  и далее используется для ее разложения в двухфакторном дисперсионном анализе.

Таблица 1

Результаты однофакторного дисперсионного анализа: доли влияния различий между особями ( $\gamma_w$ , %, средние за 3 года)

Признак	Особь в клоне, $\gamma_{AK}$	Одиночные особи, $\gamma_{AO}$	$\gamma_{AK}/\gamma_{AO}$
1	31,5±3,2	61,3±3,9	0,51
2	39,5±3,4	72,7±3,2	0,54
3	36,9±3,4	60,3±4,0	0,61
4	23,0±2,9	57,3±4,1	0,40
5	39,8±3,4	62,5±3,0	0,64
6	5,9±1,8	32,3±4,1	0,18
7	13,3±2,3	41,4±4,3	0,32

В результате двухфакторного дисперсионного анализа данных за 3 года выделяются компоненты разнообразия особей ( $\sigma_A^2$ ), влияния условий года ( $\sigma_B^2$ ) и взаимодействия «особь — год» ( $\sigma_{AB}^2$ ) и оцениваются их доли влияния ( $R_w$ ). Сравнение этих оценок

у клоновых и одиночных особей также показывает систематические различия, объясняемые отсутствием генотипического вклада в изменчивость клоновых особей. Поэтому компонента  $R_A$  существенно ниже у клоновых особей, нежели у одиночных. Более высокие доли влияния года ( $R_B$ ) и внутриклонной

изменчивости ( $R_\pi$ ) объясняются перераспределением их величин при отсутствии генетических факторов. По этой же причине доля влияния взаимодействия «особь — среда» ( $R_{AB}$ ) сходна у клоновых и одиночных особей, хотя у первых за счет однородности генотипов она должна быть ниже.

Т а б л и ц а 2

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа: доли влияния факторов ( $R_{w*}$ , %) в изменчивости особей (в клоно/одиночных)

Признак	Фактор			
	особи ( $R_A$ )	годы ( $R_B$ )	особиxгоды ( $R_{AB}$ )	внутриклонная изменчивость ( $R_\pi$ )
1	19,1/53,1	8,9/1,5	12,1/12,5	59,9/33,9
2	24,0/55,4	15,4/1,9	15,6/17,7	45,1/25,0
3	19,8/44,8	13,1/3,6	16,8/15,6	50,3/35,9
4	14,9/42,6	13,9/1,9	7,7/16,1	63,5/39,4
5	23,2/44,2	13,9/1,7	12,9/20,2	50,0/33,9
6	1,3/26,9	5,4/0	4,5/6,6	88,8/66,5
7	5,6/25,9	28,4/15,7	6,0/11,2	60,0/47,2

Для детального разложения дисперсии берутся данные двухфакторного анализа одиночных особей, наиболее полно учитывающие факторы изменчивости. Учитывая полученную ранее оценку вклада негенетических факторов в различия между особями  $r_{AK}/r_{AO}$  и экстраполируя это отношение на компоненту различий одиночных особей в двухфакторном анализе ( $R_{AO}$ ), можно разложить его на относительно чистую генетическую ( $R_I$ ) и негенетическую ( $R_C$ ) составляющие:

$$R_C = R_{AO} (r_{AK}/r_{AO}); R_I = R_{AO} - R_C.$$

Аналогично на генетическую и модификационную составляющие должна подразделяться компо-

нента взаимодействия  $R_{ABO}$  — «особь — год» у одиночных особей. Оценки этих составляющих  $R_{IB}$  и  $R_{CB}$  находим путем решения следующей системы уравнений:

$$R_{ABK} = \{(R_{CB}) : (100 - R_I - R_{IB})\} 100,$$

$$R_{ABO} = R_{IB} + R_{CB}.$$

Таким образом, в двухфакторном дисперсионном анализе мы можем выделить доли влияния 6 компонент дисперсии, определяемых различными факторами (табл. 3):

$$R_I + R_C + R_B + R_{IB} + R_{CB} + R_\pi = 100\%.$$

Компонента  $R_I$  оценивает вклад стабильных генотипических различий особей, а также разнообразие условий их произрастания

Таблица 3

Детальная структура изменчивости количественных признаков листа в популяции алычи: доли влияния факторов в изменчивости ( $R_w$ , %)

При- знак	Фактор					
	особи ( $R_I$ )	особи в клоне ( $R_C$ )	годы ( $R_B$ )	особи×годы ( $R_{IB}$ )	клоновые особи×годы ( $R_{IC}$ )	листья в кроне ( $R_A$ )
	Источник изменчивости					
генотип, макро- среда	мезосреда, онтогенез	погодные условия	взаимодействие генотипиусловия	взаимодействие онтогенезуусловия	микро- среда, органо- генез	
1	20,0	27,1	1,5	3,0	8,5	33,9
2	25,5	29,9	1,9	7,3	10,4	25,0
3	17,5	27,3	3,6	2,1	13,5	35,9
4	25,6	17,0	1,9	11,2	4,9	39,4
5	15,9	28,3	1,7	10,7	9,5	33,9
6	22,1	4,8	0	3,2	3,4	66,5
7	17,1	8,8	15,7	6,6	4,6	47,2

(макросреда) в пределах распространения популяции. Компонента  $R_C$  учитывает долю модификационных различий особей, определяемых условиями среды в пределах произрастания клона (мезосреда), а также модификационной лабильностью онтогенеза. Компонента  $R_B$  учитывает действие временных колебаний условий. Компонента  $R_{IB}$  отражает разнообразие преимущественно генотипических реакций особей на условия разных лет, описывая таким образом лабильную генетическую изменчивость. Компонента  $R_{CB}$  обусловлена лабильным проявлением модификационных различий особей в разные годы. И, наконец, остаточная паратипическая компонента  $R_A$  определяется разнообразием условий внутри кроны (микросреда) и модификационной лабильностью органогенеза.

Результаты анализа популяции алычи позволяют обнаружить су-

щественную и сходную по разным признакам (15—25%) долю влияния генотипических и экологических различий между особями. Примерно такая же доля изменчивости (17—30%) определяется модификационными различиями развития особей по размерным признакам листа, однако по признакам структурным она гораздо ниже (5—9%). Годичные колебания условий оказывают очень малое прямое влияние на изменчивость признаков листа (0—4%), за исключением частоты жилок (16%). Более выражены в изменчивости генетические (2—11%) и модификационные (3—14%) взаимодействия особей с условиями года. Наибольшая доля изменчивости метамерных признаков определяется случайной и модификационной изменчивостью листьев в пределах особей: 25—39% — для размерных признаков и 47—67% — для признаков структурных.

## Заключение

Предложенный метод позволяет рассматривать иерархическую структуру изменчивости: метамерные органы — особи в клонах — особи в популяции на фоне годичных изменений условий и детально проанализировать эколого-генетическую изменчивость без смены поколений и получения потомства. Полученные оценки можно использовать для сравнения изменчивости групп особей на разных уровнях: близких видов, подвидовых форм, экотипов, популяций, внутривидовых группировок, а также сортопопуляций, сортов гибридов и линий. Данный метод наиболее применим в полевых исследованиях изменчивости метамерных количественных признаков у клонообразующих многолетних растений. Однако при некоторых видоизменениях его можно использовать и для более широкого круга растительных и животных объектов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Гинзбург Э. Х., Драгавцев В. А. Использование фоновых признаков в разграничении генотипической и экологической изменчивости. — *Генетика*, 1970, № 6, с. 154—164. — 2. Гинзбург Э. Х., Никоро З. С. Разложение дисперсии и проблемы селекции. Новосибирск: Наука, 1982. — 3. Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популя-

ций: количественные признаки. *Экология*, 1983, № 1, с. 3—10. — 4. Глотов Н. В., Семерилов Л. Ф., Казанцев В. С., Шутилов В. А. Популяционная структура *Quercus robur* (Fagaceae) на Кавказе. — *Бот. журн.*, 1981, т. 66, № 10, с. 1407—1418. — 5. Глотов Н. В., Тараканов В. В., Гриценко Л. А., Рахман М. И. Анализ структуры внутривидовой изменчивости количественных признаков. — *Экология*, 1986, № 3, с. 13—18. — 6. Гриценко Л. А. Изменчивость количественных признаков в природных популяциях алычи (*Prunus divaricata*) в Дагестане. Автореф. канд. дис. Л.: ЛГУ, 1989. — 7. Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Высшая школа, 1974. — 8. Семерилов Л. Ф. Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986. — 9. Семерилов Л. Ф., Глотов Н. В. Изменчивость сидячцеветных дубов в Дагестане. — *Экология*, 1980, № 4, с. 25—36. — 10. Фолкнер Д. С. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агрпромиздат, 1985. — 11. Хикс Ч. Основные принципы планирования эксперимента. М.: Мир, 1967. — 12. Шеффе Г. Дисперсионный анализ. М.: Наука, 1980. — 13. Ahrens H. *Varianzanalyse*. Berlin: Akademie-Verlag, 1967. — 14. Shrikhandi. Some consideration in designing experiments on coconut trees. — *J. Indian Soc. Agr. St.*, 1957. *Статья поступила 17 мая 1999 г.*

## SUMMARY

The method for complete partitioning components of the variance of the methameric quantitative characters is proposed for the analysis of population variance in cloned plants. Estimation of methameric characters of the same individuals in different years and comparison variance in the hole population and in clones provide 6 genetical and environmental components of the phenotypic variance. The results of application of this method to natural population of cherry plum (*Prunus divaricata*) are proposed.