

Б и о л о г и я

УДК 634.7 (471.63)

МЕТАМЕРНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА В ПОПУЛЯЦИЯХ ЗЕМЛЯНИКИ ЛЕСНОЙ (FRAGARIA VESCA L.)

С. Н. Щеглов¹

METAMERIC VARIABILITY OF CHARACTERS OF A LEAF IN WILD STRAWBERRY (FRAGARIA VESCA L.) POPULATIONS

Scheglov S. N.

Comparative genetics of plants sets the problem of studying the species variability and determining homology of the variability of species, genus, and families. In this case, the most important aim is the morphobiological and ecotypic assessment of natural and selected populations. This article reports on the examination of intraspecific variability of *Fragaria vesca* L. The analysis of the variability structure in some quantitative characteristics of the leaf morphology shows the statistical reliable variety of the populations examined and exposes the structure of its variability and general identificational indications of ecoelements of the populations examined.

Культура сортов земляники, созданных на основе вида *Fragaria vesca* L. (земляника лесная), является наиболее древней. Первые сведения о введении в культуру лесной земляники относятся к XIV в. Это были отборные формы дикорастущей лесной земляники, перенесенные в сад. Однако значительного улучшения культурных форм этого вида не было получено. Все сорта мелкоплодны и малоурожайны. Сортовой состав этой группы очень ограничен, всего насчитывается 20–30 сортовых названий.

Несмотря на то что земляника лесная не получила распространения в культуре, ее успешно используют в межвидовой гибридизации. Конечная цель межвидовой гибридизации — улучшение культивируемых сортов земляники путем введения в них отдельных признаков от диких видов или даже целых геномных компонентов. Ценные признаки диких видов с меньшим числом хромосом, чем у распространенных в культуре октоплоидов,

вероятно, можно ввести в сорта земляники садовой (ананасной) (*Fragaria ananassa* Duch.), используя полиплоидию и добавление полных наборов генов. Гибридизация между лесной и садовой земляникой возможна, но не всегда успешна — одни гибриды фертильны, другие стерильны. В работе [1] изучены геномы земляники и установлены сильное генетическое сходство между геномами видов, а также гомологичность хромосом, что подтверждается фертильностью некоторых межвидовых гибридов.

На Новосибирской ЗПЯОС им. И. В. Мичурина с 1964 г. А. А. Поталенко начал проводить инконгруэнтные скрещивания земляники ананасной с земляникой лесной. От их скрещивания получен гибридный сеянец 9-2-64 с признаками лишь материнского вида, по-видимому, апомикт, который в дальнейшем интенсивно использовался в селекции.

О фертильных декаплоидных гибридах *F. ananassa* × *F. vesca* сообщалось в ряде ис-

¹Щеглов Сергей Николаевич, канд. биол. наук, доцент кафедры генетики и микробиологии Кубанского государственного университета.

следований полиплоидии в роде *Fragaria*. Декаплоиды были получены разными путями, но все они возникли из гамет нередуцированного или эквивалентного типа, которые появлялись как заключительный этап возникновения гибрида.

Результаты межвидовой селекции и полиплоидии выявляются нескоро, и для этого требуются многолетние программы, в которых помимо самой гибридизации необходимо детальное изучение структуры изменчивости скрещиваемых видов.

Внутривидовая генотипическая изменчивость является основой существования, прогресса вида и тем фондом, который используется в селекционном процессе. Сравнительная генетика растений ставит задачу изучения изменчивости вида и вскрытия гомологий изменчивости видов, родов, семейств. В этом отношении одна из главных задач — морфо-биологическая и экотипическая оценка природных и сортовых популяций. В данной работе поставлена задача изучения внутривидового разнообразия *F. vesca* L.

У всех природных форм земляники лесной в условиях, благоприятных для роста, генотип реализуется полнее, шире раскрываются его потенциальные возможности. Ряд изменчивости количественных признаков за счет этого дополняется большим числом новых вариантов. Это говорит о том, что генотипы природных форм таят в себе богатейшие потенции модификационной изменчивости.

Поскольку изменчивость, вызванная условиями выращивания, имеет широкую амплитуду вследствие высокой модификационной пластичности генотипа, то любая полученная форма характеризует лишь один из возможных вариантов реализации данного генотипа в конкретных условиях роста.

Исследования *F. vesca* дают основание заключить, что этот вид в природе относительно мономорфен, его адаптивный тип морфологически очень сходен с типом других видов рода *Fragaria*. Природные популяции разного происхождения различаются между собой по признакам и свойствам, однако эти различия не выходят за пределы видового радикала. Вместе с тем у лесной земляники широкая амплитуда модификационной изменчивости.

Материалом для исследования послужили выборки, состоящие из 52 растений лесной популяции и 65 растений луговой популяции земляники лесной (*Fragaria vesca* L.).

Работа проводилась на биологической станции Кубанского государственного университета «Камышанова поляна». Биостанция располагается на хребте Азиш-Тау, входящем в Лагонакское нагорье, на высоте 1 463 м над уровнем моря.

Среднегодовая температура равна 4°С. Зима умеренно мягкая. Лето умеренно прохладное, самые высокие температуры приходятся на август. Количество осадков достигает 2 100 мм в год.

Наиболее типичные ценозы района биостанции: смешанный лес с преобладанием хвойных пород, смешанный лес с преобладанием лиственных пород, послелесный луг и др.

Каждый куст описан по 37 морфологическим признакам, учитывающим длину, ширину, количество зубчиков, длину черешка, углы между центральной и боковой жилками каждой доли листа.

Опыт исследования природных популяций свидетельствует о серьезных преимуществах описания их фенотипической изменчивости по комплексу признаков, а не единичным характеристикам особей. В контексте данной работы особенно существенен опыт фенетики популяций, решающей задачу выявления их генетической структуры в ситуациях, когда собственно генетические исследования невозможны или затруднены. А. В. Яблоков, один из создателей фенетики, считает, что операции с комплексами признаков увеличивают «генетическую мощность» анализа фенотипической изменчивости.

В ряде исследований практически уже решен вопрос о принципах формирования комплекса признаков, обеспечивающих положение о «репрезентативном наборе признаков» в популяционно-генетических исследованиях. Набор признаков репрезентативен, если увеличение их числа не сопровождается существенным уточнением характера дифференциации популяции.

Следует подчеркнуть, что выявление информативного комплекса одновременно решает и практически важную задачу сокращения признаков, подлежащих измерению. Понятие информативного комплекса тесно связано с понятием информативной линейной комбинации, т. е. таким способом объединения признаков, который адекватен данной задаче.

Для определения информативного комплекса признаков в данной работе использо-

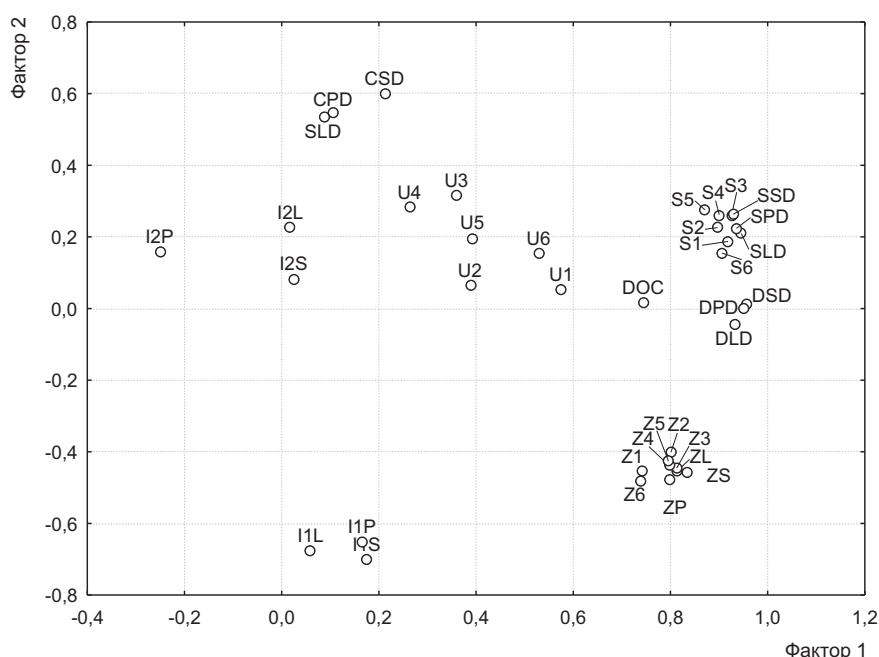


Рис. 1. Распределение морфологических признаков листа в пространстве первого и второго факторов (растения луговой популяции)

ван метод, полностью отвечающий принципу построения информативной комбинации — факторный анализ.

Факторный анализ предполагает переход из исходного пространства признаков в ортогональное пространство главных компонент с последующим исследованием распределения признаков в новом пространстве. В качестве координат признаков используются их вклады в факторы.

Стандартная процедура факторного анализа включает так называемое вращение (ротацию) осей нового пространства. Использованный в данном случае тип ротации — *varimax normalized* обеспечивает контрастирование вкладов признаков в фактор, что упрощает выбор тех признаков, которые в первую очередь определяют значение данного фактора. Иными словами, в итоге факторного анализа осуществляется группировка признаков по критерию сходства и направления изменчивости.

В пространстве факторов признаки со сходным уровнем и направлением изменчивости объединяются в группы, называемые факторными плеядами. Наиболее четко выраженной оказалась структура факторных плеяд на выборке растений луговой популяции (рис. 1).

Из рис. 1 видно, что ясно выделяются шесть плеяд, объединяющих соответственно:

- характеристики размера листа и его частей (DLD, DSD, DPD, S1–S6, SLD, SSD, SPD);
- характеристики края листа (Z1–Z6);
- величины углов между центральной и нижней жилкой (U1–U6);
- размеры черешков центральной и боковых долей сложного листа (CLD, CSD, CPD);
- группу первых вычисленных индексов (I1L, I1S, I1L);
- группу вторых вычисленных индексов (I2L, I2S, I2S).

Изолированно от других расположился в пространстве признак «длина общего черешка» (DOC).

Плеяды объединяют наиболее тесно коррелированные признаки. Поэтому изменчивость каждого из них содержит в себе информацию об изменчивости других признаков плеяды. Это обстоятельство и было использовано для сокращения признаков подлежащих учету, без существенных потерь информации об изменчивости их полного комплекса.

Индикатором плеяды правомерно считать любой из ее признаков. Сокращение списка признаков можно осуществить, ориентируясь

Т а б л и ц а 1

Средние значения морфологических признаков листа земляники из лесной и луговой популяции

Признак	Среднее значение	
	Лесная популяция	Луговая популяция
DSD	27,89	38,78
SSD	19,44	24,58
ZS	14,69	17,46
CSD	0,03	0,48
DOC	50,40	65,09
U3	37,22	36,81
U4	37,88	36,52
I1S	1,44	1,58
I2S	0,53	0,54

лишь на удобство и стандартизацию изучения листьев растений всех популяций. Были выбраны признаки, измеренные на центральной доле сложного листа земляники. В результате список признаков, подлежащих учету, сократился с 37 до 9.

В работе [1] выделено несколько морфобиологических групп земляники, в том числе лесная и луговая. Условия культуры, благоприятные и сходные для всех природных форм, способствовали выявлению у них как модификационных потенций, так и генотипических различий. Установленные различия между формами *F. vesca* относятся к генотипическим, так как они выявлены при сходных условиях выращивания и устойчиво сохраняются в течение ряда лет при клоновом и семенном размножении. Однофакторный дисперсионный анализ, проведенный по выделенным идентификационным признакам показал, что имеют место две различные популяции.

Для большинства признаков, а именно семи из девяти изученных, установлены статистически достоверные различия между популяциями. Вклад соответствующей дисперсии в общую колебался от 4,0 % (угол нижней жилки второй половины средней доли) до 35,9 % (длина средней доли). Отсутствие различий между популяциями по признакам «угол нижней жилки первой половины средней доли» и «второй индекс средней доли» вероятно объясняется малой вариабельностью этих характеристик. Средние значения признаков показаны в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что листья растений луговой популяции характеризуются более

крупными размерами и небольшой удлинённостью.

Проведенный анализ главных компонент, отобранных для изучения признаков лесной и луговой популяций, показал одинаковое количество этих компонент с большими собственными значениями, а именно по три. Суммарный процент учитываемой ими дисперсии достигал 76–78 %.

По полученным значениям главных компонент проведена кластеризация растений в каждой популяции. Для кластеризации был использован метод Уорда. Выбор этой агломеративной процедуры, приводящей к построению иерархического дерева объектов кластеризации, обусловлен тем, что кластеры формируются по критерию минимума внутригрупповой дисперсии [2]. Итоги кластерного анализа отражены на рис. 2 и 3.

При анализе данных были выделены кластеры примерно одинакового объема: в лесной популяции три кластера, в которые вошли соответственно 17 (32,7 %), 20 (38,5 %), 15 (28,8 %) растений; в луговой популяции пять кластеров с 12 (18,5 %), 14 (21,5 %), 16 (24,6 %), 13 (20,0 %) и 10 (15,4 %) растениями.

Качество решения, найденного в кластерном анализе, оценено в однофакторном дисперсионном анализе по исходным морфологическим признакам листа.

По результатам дисперсионного анализа установлены статистически достоверные межкластерные различия по значению морфологических характеристик листа. Вклад соответствующей дисперсии в общую составил в лесной популяции от 15,7 (второй индекс средней доли) до 73,7 % (длина средней доли), а в луговой популяции — от 30,0 (пер-

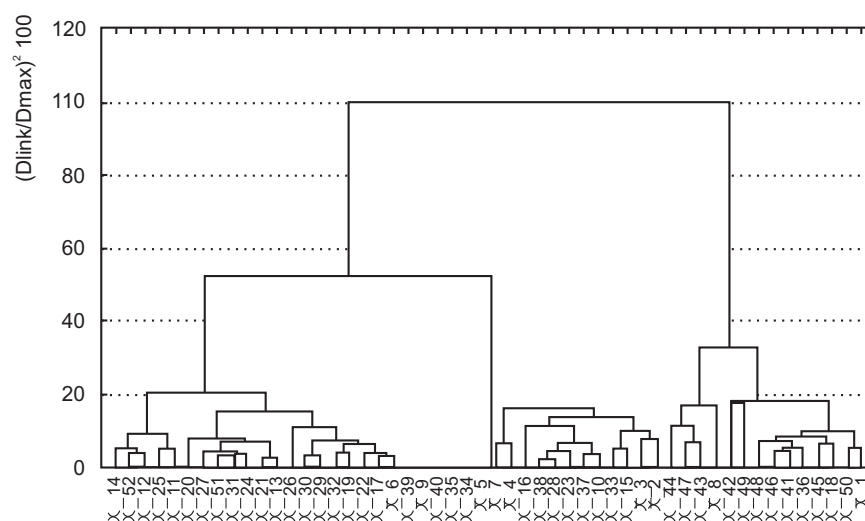


Рис. 2. Кластерный анализ растений земляники лесной популяции

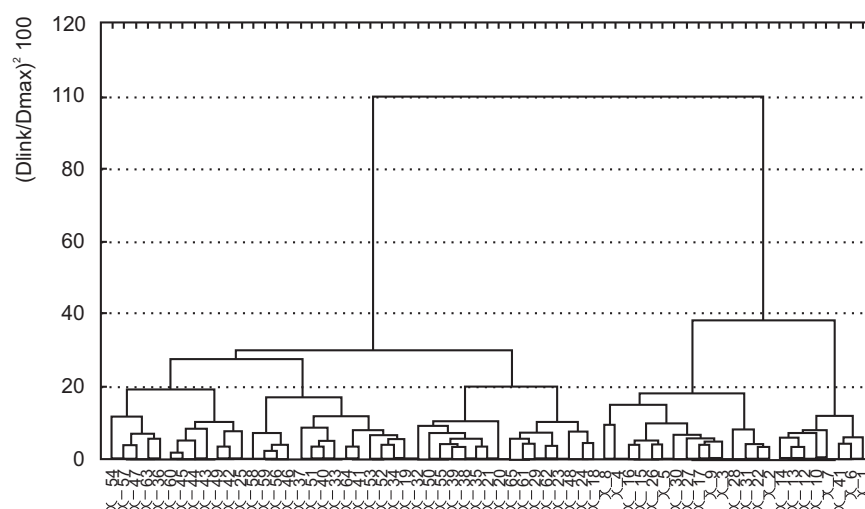


Рис. 3. Кластерный анализ растений земляники луговой популяции

Т а б л и ц а 2

Основные статистики дискриминантного анализа данных по лесной и луговой популяции

Дискриминантная функция	Собственное значение	Критерий Вилкса	χ -квадрат	Уровень значимости
Лесная популяция				
1	2,944	0,077	115,25	0,000
2	2,283	0,304	53,50	0,000
Луговая популяция				
1	4,813	0,021	219,21	0,000
2	1,682	0,124	118,88	0,000
3	0,928	0,333	62,62	0,000
4	0,555	0,642	25,18	0,000

Т а б л и ц а 3

Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций полученных при анализе лесной и луговой популяций

Признак	Дискриминантная функция			
	1	2	3	4
Лесная популяция				
DSD	-1,11 *	3,36 *	—	—
SSD	1,23 *	-2,40 *	—	—
ZS	0,29	-0,09	—	—
CSD	0,16	0,54 *	—	—
DOC	0,57 *	-0,44	—	—
U3	-0,18	0,87 *	—	—
U4	-0,21	0,17	—	—
I1S	0,52 *	-1,51	—	—
I2S	-0,30	0,24	—	—
Луговая популяция				
DSD	0,25	-1,57 *	-3,35 *	1,87 *
SSD	0,44	1,86 *	2,48 *	-1,28 *
ZS	0,29	-0,03	0,47	-0,13
CSD	0,53 *	0,10	-0,24	-0,84 *
DOC	0,03	-0,27	-0,23	0,01
U3	0,28	-0,62 *	0,39	0,49
U4	0,14	-0,27	-0,22	-0,15
I1S	-0,04	0,77 *	2,29 *	-1,19 *
I2S	-0,13	0,50	-0,13	0,56 *

П р и м е ч а н и е. Звездочкой отмечены признаки с существенными вкладами

вый индекс средней доли) до 78,1 % (наибольшая ширина средней доли). Тем самым правомерность кластерного анализа была подтверждена.

Выбор наиболее информативных в кластеризации признаков представлялось рациональным получить из результатов дискриминантного анализа. Критерием выбора информативных признаков стал их существенный вклад в дискриминантные функции, дифференцирующие различные кластеры. Межгрупповые различия оказались достоверными по средним значениям всех дискриминантных функций — двух в лесной и четырех в луговой популяциях (табл. 2).

Как видно из табл. 2, значения критерия Вилкса лежат около нуля, что свидетельствует о хорошей дискриминации. Стандартизованные коэффициенты, характеризующие вклад морфологических признаков в дискриминантные функции, приведены в табл. 3.

Из табл. 3 видно, что в кластеризации лесной популяции наибольший вес имеют признаки: длина средней доли (DSD), наибольшая ширина средней доли (SSD), длина среднего черешочка (CSD), длина общего черешка

(DOC), угол нижней жилки первой половины средней доли (U3), первый индекс средней доли (I1S); в кластеризации луговой популяции оказались наиболее весомыми: длина средней доли (DSD), наибольшая ширина средней доли (SSD), длина среднего черешочка (CSD), угол нижней жилки первой половины средней доли (U3), первый индекс средней доли (I1S), второй индекс средней доли (I2S). Как видим, список информативных признаков луговой популяции повторяет список признаков для лесной, за исключением двух признаков: длины общего черешка (DOC) и второго индекса средней доли (I2S).

В результате проведенной работы можно сделать следующие выводы:

1. В корреляционной структуре комплекса морфологических признаков листа земляники лесной выделено шесть корреляционных плеяд, объединяющих соответственно: характеристики размера листа и его частей, характеристики края листа, величины углов между центральной и нижней жилкой, размеры черешков центральной и боковых долей сложного листа, группу первых вычисленных индексов, группу вторых вычисленных индексов.

сов. Изолированно от других расположился в пространстве признак «длина общего черешка».

2. Число признаков листа, необходимых для выявления гетерогенности, невелико — не более 9. Все они могут быть измерены на центральной доле сложного листа земляники.

3. Для большинства признаков, а именно семи из девяти изученных, установлены статистически достоверные различия между популяциями. Вклад соответствующей дисперсии в общую колебался от 4,0 (угол нижней жилки второй половины средней доли) до 35,9 % (длина средней доли).

4. С использованием кластерного анализа были выделены кластеры примерно одинакового объема: в лесной популяции три кластера, в которые вошли соответственно 17

(32,7 %), 20 (38,5 %), 15 (28,8 %) растений; в луговой популяции пять кластеров с 12 (18,5 %), 14 (21,5 %), 16 (24,6 %), 13 (20,0 %) и 10 (15,4 %) растениями.

5. Список информативных в кластеризации признаков луговой популяции повторяет список признаков для лесной, за исключением двух признаков: длины общего черешка и второго индекса средней доли.

Литература

1. *Фадеева Т. С.* Генетика земляники. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1975. 184 с.
2. *Олдендерфер М. С., Блэшфилд С. К.* Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Мир, 1989. С. 139–210.