

В.И. Авдеев

**СОВРЕМЕННЫЕ
МЕТОДЫ БИОМЕТРИИ
В ИССЛЕДОВАНИИ
РАСТЕНИЙ**



МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

В.И. Авдеев

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ БИОМЕТРИИ В ИССЛЕДОВАНИИ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

Оренбург
Издательский центр ОГАУ
2015

ББК 28.5В7
УДК 578.087.1
А18

Рекомендовано к изданию редакционно-издательским советом ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный аграрный университет» (председатель совета – профессор В. В. Каракулев).

Рецензенты:

З. Н. Рябинина – доктор биологических наук, зав. кафедрой ботаники и физиологии растений Оренбургского государственного педагогического университета, профессор;

В. Ф. Абаймов – доктор сельскохозяйственных наук, профессор Оренбургского государственного аграрного университета, профессор.

Авдеев, Владимир Иванович.

А18 Современные методы биометрии в исследовании растений: учебное пособие / В. И. Авдеев. – Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2015. – 130 с.
ISBN 978-5-88838-946-1

Учебное пособие предназначено для студентов и аспирантов бакалавров и магистров, обучающихся по программам высшего образования, специальности 35.03.01 Лесное дело, 35.03.04 Агрономия, 35.04.04 Агрономия. Пособие содержит набор основных методов, применяемых в биологии и агрономии. Особое внимание уделено малоизвестным методам (расчёту наследуемости, дискриминации признаков, оценке таксономического отношения, различий видов на электрофореграммах запасных белков семян, в популяциях – исчислению частот генов и генотипов, расчёту показателей приспособленности генотипов, жизнестойкости особей, оценке пригодности полевых условий для возделывания растений и ряду других).

Пособие будет полезно тем, кто знаком с основами биометрии и математической статистики. Им могут пользоваться студенты, сотрудники вузов, научных учреждений, подготовленные учащиеся школ, лицеев.

ББК 28.5В7
УДК 578.087.1

ISBN 978-5-88838-946-1

© Авдеев В.И., 2015
© Издательский центр ОГАУ, 2015

ПРЕДИСЛОВИЕ

Важную роль в изучении биологических объектов и явлений (в том числе в областях ботаники, растениеводства, лесного хозяйства и т.п.) играют математические и математико-статистические методы. Ведь известно, что только математика сполна обеспечивает систематизацию накопленных статистических данных, позволяя тем самым выявить некие законы и закономерности, существующие в живом мире. Таким образом, математика является неотъемлемой частью логики научного исследования.

В пользу сказанного свидетельствует тот выдающийся факт, что первые законы генетики, открытые ещё во второй половине XIX века (в 1865 г.) Грегором Менделем, являются результатом внедрения в биологию (конкретно – при анализе селекционного гибридного материала растений) математического мышления. Точно так же благодаря лишь математике в начале XX века (1908 г.) сформулирован Первый закон популяционной генетики – закон Кастла-Харди-Вайнберга (его часто, но неточно называют законом Харди-Вайнберга, даже как закон Гарди-Вейнберга). Более того, исключительно на основе этого важного закона и путём математического осмысления генетических процессов в природных популяциях в 1926 г. наш выдающийся соотечественник-зоолог, профессор С.С. Четвериков осуществил долгожданный синтез генетики и дарвинизма – близких биологических наук, бывших до этого антагонистическими. Это вылилось затем в создание современной теории эволюции живых организмов.

Математика и математическая статистика располагают в настоящее время множеством методов, перспективных для естествознания. Однако нередко наблюдается их некорректное использование, не связанное даже с целью и особенностями эксперимента или наблюдения, с характером собранного научного материала. Поэтому большое значение приобретает апробация различных методов биометрии, особенно важной является биологическая интерпретация полученных биостатистических расчётов [Терентьев, Ростова, 1977; Любичев, 1986]. Этими проблемами на растительных объектах автор настоящего пособия занимается более 35 лет. В результате есть возможность всем, кто имеет дело в экспериментах с растениями, рекомендовать ряд самых важных, но простых, быстрых и эффективных методов обработки экспериментальных данных. При этом к каждому методу дана его краткая характеристика и теоретическая основа. В пособии особенное место уделено обработке данных по систематике, генетике и селекции, физиологии и размножению растений, обращено внимание на распространённые в исследованиях ошибки. Большинство приводимых примеров взяты из практической работы автора пособия с дикорастущими и культивируемыми плодовыми растениями. Часть из них опубликована,

тогда приведены ссылки на соответствующие источники в «Списке использованной литературы». Другая часть примеров из работы автора пособия в научной литературе не освещалась, и, таким образом, является здесь оригинальной, впервые опубликованной.

В данном пособии приведены совершенно все примеры, где расчёты были сделаны, что называется, «вручную». В настоящее время в биологии, вообще в науке, очень широко используются компьютерные программы. Не говоря о том, что эти программы бывают несовершенными или даже ошибочными, такая компьютеризация приводит к деградации мышления работников науки. Когда исследователь не вникает в характер расчётов, не понимает, как и по каким формулам вычисляется тот или иной показатель, то он вообще прекращает понимать логику своей науки. Доверяясь лишь компьютеру, исследователь становится счётным работником, а не учёным. Нередко путём компьютерных расчётов получают в агрономии, селекции такие уравнения регрессии, которые, по данным их создателей, адекватно описывают ситуацию лишь в трети случаев, а при близком знакомстве с ними оказываются ошибочными. Известный советский учёный-биометрик, профессор П. В. Терентьев на заре компьютеризации писал, что «... любые технические средства, счётные машины и приборы не исключают, а, напротив, требуют обязательного понимания сущности реализуемых с их помощью операций и методов» [Терентьев, Ростова, 1977, с. 6].

Это пособие рассчитано на читателя, знающего основы биометрии и математико-статистических расчётов. На этот счёт существует огромная литература, часть её в пособии приведена. Задача пособия – не обучить теории и практике биометрии (с которыми читатель должен быть знаком), а сообщить о новых методах и областях применения биометрии (которые ему могут быть ещё неизвестными). Необходимые ссылки на классические методы, формулы, необходимые справочные таблицы в данном пособии также приведены в соответствующих главах. Для усвоения предлагаемых методов в пособии даны 49 примеров, содержащих текст и 51 таблицу, а «Приложения» содержат 7 таблиц, в «Списке использованной литературы» приведены 107 источников. Все главы пособия, а также «Введение» снабжены контрольными вопросами, учебными заданиями.

ВВЕДЕНИЕ

Краткие сведения по истории биометрии

Современная биометрия – это наука, включающая планирование, математико-статистический анализ и интерпретацию самих результатов биологических экспериментов и наблюдений. Тем самым биометрия стала междисциплинарной наукой, стоящей на стыке прикладной математики (теории вероятностей, математической статистики) и биологии [Лакин, 1973]. В этой связи биометрию лучше называть научным направлением. Такое пограничное положение биометрии приводит к тому, что целый ряд авторов склонен выделять в ней больше математическое начало, поэтому биометрию часто называют вариационной статистикой, биостатистикой, математико-статистическим анализом в биологии и т.д. Это, по сути, не является ошибкой. Однако, в отличие от математической статистики и теории вероятностей, биометрия – это эмпирическая и конкретная наука, преследующая не математические, а биологические цели [Лакин, 1973].

Основы биометрии были заложены с первой половины XIX века работами европейских математиков, прежде всего исследованиями А. Кетле, Ф. Гальтона, К. Пирсона. В частности, Ф. Гальтон в 1889 г. и предложил термин «биометрия». Эти известные учёные развили именно математическую компоненту биометрии [Лакин, 1973]. Но, несомненно, к ранним учёным-биометрикам нужно отнести и упомянутого выше Г. Менделя – основателя генетики, селекционера и педагога [Авдеев, 2002]. Отличное знание математики, в частности теории вероятностей, позволило Г. Менделю в 1859–1865 гг. так удачно спланировать эксперименты с культивируемым горохом (*Pisum sativum L.*), что это сразу же привело к открытию первых фундаментальных законов наследственности. Данный факт является весьма поучительным. Он показывает, какое значение в биологии имеют методы математики и целенаправленное планирование экспериментов. Из опытов Г. Менделя стало ясно, что биологические законы можно установить при анализе массового экспериментального материала, т.е. на основе только крупных выборок, большого числа изучаемых особей живых организмов. Ведь селекционеры (Т. Нант, И. Кельрейтер, Ш. Нодэн и другие), работавшие одновременно с Г. Менделем и имевшие дело с малым числом гибридов, так и не смогли из своих данных извлечь каких-либо закономерностей. Сам Г. Мендель, умышленно повторив их опыты на малочисленных гибридах гороха (19–97 особей), уже, конечно, не получил открытых им законов. Те же ошибки при анализе селекционного материала допускались и позднее. Из-за крайне малых выборок, естественно, не обнаруживали менделевских законов при расщеплении гибридов в известные времена И.В. Мичурина, Т.Д. Лысенко (объясняя это «ложными гороховскими законами»), как и учёные в наше время. Между тем, как будет

показано ниже, даже из данных, полученных при использовании малых выборок, можно получать ценную информацию в области генетики и селекции.

Позднее, в первой половине XX века, основополагающий вклад в развитие биометрии внесли математики В. Госсет, печатающийся под широко известным псевдонимом «Стьюдент», Р. Фишер, из отечественных учёных – В. И. Романовский, А. Н. Колмогоров и другие. Характерно, что в этот период предложенные методы математической статистики были подвержены основательной «экспертизе» со стороны ряда биологов. В частности, известный генетик и селекционер В. Иогансен показал, что математические расчёты без биологического анализа могут превратиться в чистую формальность, по его словам, в «математическую ложь». В этом плане серьёзную доработку со стороны отечественного энтомолога и признанного эволюциониста А. А. Любищева получил известный метод дисперсионного анализа, разработанный Р. Фишером. Сама работа А. А. Любищева была закончена в конце тридцатых годов XX века, однако опубликована лишь полвека спустя [Любищев, 1986].

В современную эпоху, когда не только вузовское, но и школьное образование через средства коммуникации всё больше приобщается к достижениям науки, как никогда актуальны биометрические знания.

Контрольные вопросы

1. Чем отличается современная биометрия от прикладной математики? (Ответ: биометрия – это наука, включающая планирование, математико-статистический анализ и интерпретацию самих результатов биологических экспериментов и наблюдений).

2. В каком году и кто предложил термин «биометрия»? (Ответ: в 1889 г. это сделал Ф. Гальтон).

3. Можно ли Г. Менделя – основателя науки генетика – относить к ранним учёным-биометрикам? (Ответ: да, можно).

4. Почему известные селекционеры, работавшие одновременно с Г. Менделем (Т. Нант, И. Кельрейтер, Ш. Нодэн и др.), не смогли открыть законов генетики? (Ответ: они работали с малыми выборками, малым числом гибридов).

5. Какой математик печатался под широко известным псевдонимом «Стьюдент»? (Ответ: математик В. Госсет).

6. Какой известный генетик и селекционер впервые показал, что все математические расчёты без биологического анализа могут превратиться в «математическую ложь»? (Ответ: В. Иогансен).

7. Кто впервые предложил в биометрии широко известный метод дисперсионного анализа? (Ответ: Р. Фишер).

8. Кем был по специальности известный учёный-эволюционист и биометрик А. А. Любищев? (Ответ: учёным-энтомологом).

ГЛАВА 1

Теоретические основы биометрии

Предметом изучения биометрии является достаточно большая по числу статистическая совокупность, обычно называемая *генеральной совокупностью*. Она представляет собой множество индивидуально различных и биологически однородных единиц, объединённых нами для совместного (группового) изучения. Единицами генеральной совокупности могут быть особи одной природной популяции и в искусственном насаждении, отдельные органы и клетки одной особи и т.д., которые имеют индивидуальность (самостоятельность) в своём проявлении. Из теории вероятностей следует, что характеризовать всю генеральную совокупность следует на основе изучения всех её единиц (членов). Однако на практике это становится обычно невозможным, трудоёмким. Поэтому для изучения этой совокупности используют только часть единиц, называемую *выборочной (частичной) совокупностью*, или же *частной выборкой* и просто – *выборкой*. В дальнейшем в пределах каждой единицы выборки производят выделение, измерение, подсчёт (другими словами, изучение) каких-либо важных признаков. Отдельные конкретные значения (размерности) признаков называются *данными*, или, чаще, – *вариантами*. По ним и характеризуется любая выборка. Обычно осуществляют изучение одновременно многих (двух и более) признаков, которые представляют наибольший интерес для исследователя. Следует иметь в виду, что, как отмечал Г. Ф. Лакин [1973], в математике принято называть признак таким термином как *величина*.

В качестве признаков используют самые различные характерные черты и (или) свойства растений. Ими могут быть, например, габариты растений и их органов (это *мерные признаки*), число самих растений и органов у одного растения (*счётные признаки*). Мерные и счётные признаки называют *количественными признаками*. Какие-либо свойства растений и их органов (окраска, форма и т.д.) называют *качественными признаками*. При этом качественные признаки бывают дискретными, имеющими чёткие границы (окраска плода красная, жёлтая и зелёная) и *альтернативными* (только красная и зелёная окраска листа и плода у разных растений и т.д.), а могут быть *непрерывными*, т.е. похожими на количественные признаки (окраска плавно изменяется от зелёной, через розовую окраску, до красной окраски). Эти же различия по окраске листа можно выразить также через разное содержание тех или иных изучаемых пигментов. Другими словами, различия между количественными и качественными признаками являются довольно условными. Так, например, такой качественный признак как

«зимостойкость» можно делить на две категории: изучаемые растения зимостойкие (знак «+») и растения незимостойкие (знак «-»). Однако ту же зимостойкость можно выражать и количественно (в баллах, как мерный признак). С другой стороны, чисто количественный признак (к примеру, содержание в листьях клевера ползучего пигмента цианидина) у генетически разных особей может иметь дискретный характер: у рецессивной гомозиготы пигмент отсутствует, у остальных особей он содержится в разных количествах [Авдеев, 2002]. В главе 3 будет показано, что, например, длина венчика цветка табака может наследоваться по дискретному типу. Этот новый вывод стал результатом биометрического анализа [Авдеев, 2006а].

Важными требованиями биометрических исследований являются их *репрезентативность* и *рендомизированность*. Репрезентативность – это обеспечение каждой единице (члену) генеральной совокупности равную вероятность попасть в частную выборку, при этом желательно, чтобы выборка должна быть достаточно большой (лучше не менее 100 единиц: это 100 особей, 100 плодов в пределах особи и т.п.). Репрезентативность достигается только путём рендомизации (или рандомизации) – случайного подбора членов совокупности, избегая при этом тенденциозности, умысла. Случайный подбор проводится по таблице случайных чисел или же по схемам, разработанным на её основе. Так, если, например, в природной популяции на горном склоне 50% особей растений высокорослы, а иные – карликовые, то в выборке те и другие особи должны быть представлены в равных и достаточно больших количествах. Есть и другой выход из этой ситуации, а именно: делить популяцию на две части (две субпопуляции), учитывая рослость растений только отдельно [Шмидт, 1984]. Если при этом число изучаемых особей в субпопуляции оказалось менее 100 шт., то частная выборка не проводится, а число изучаемых особей представляет собой саму генеральную совокупность.

Выше говорилось, что чаще из генеральной совокупности делается выборка единиц, на которых изучают размерности признаков (варианты), или величины. Однако необходимо удостовериться, чтобы эти выборочные величины отражали истинные величины генеральной совокупности. Для этого в биологии используется так называемая *нулевая гипотеза* (H_0), которая свидетельствует о том, что различия между генеральными и выборочными величинами являются случайными, на самом деле этих различий не существует, т.е. они равны нулю. Если различия не являются случайными, а закономерны, то нулевая гипотеза отвергается. Эта гипотеза выдвигается и во всех тех случаях, когда сопоставляются между собой отдельные выборки с использованием специальных критериев (Стьюдента, Фишера и др.). В случае же отвержения нулевой гипотезы различия признаются математически достоверными, статистически доказанными. Принятие или отвержение нулевой гипотезы выполняется с помощью так называемых

уровней достоверности, другие их названия – доверительные вероятности, доверительные уровни (P_0). Эти уровни, или вероятности, выглядят следующим образом: $P_0 = 0,95$; $P_0 = 0,99$; $P_0 = 0,999$, что соответствует достоверности статистических заключений при уровнях соответственно 95%, 99% и 99,9%. Обычно же используют показатель $P = 1 - P_0$, который называют также по-разному: уровнем значимости [Лакин, 1973; и мн.др.], или вероятностью ошибочных определений [Любищев, 1979]. При полевых исследованиях принимают чаще $P = 0,05$, а в работах по систематике или в других более строгих случаях применяют $P = 0,01$ или $P = 0,001$. Принятие этих уровней значит, что с вероятностью, равной соответственно 5%, 1% и 0,1% и менее ($P \leq 0,05$; $P \leq 0,01$ и $P \leq 0,001$), нулевая гипотеза отвергается, различия между отдельными выборками достоверны, существенны. Обычно такая возникшая ситуация связана с недостаточным объемом выборки, сильной изменчивостью изучаемых величин или же с их крайней неоднородностью. При использовании различных критериев названные вероятности ($P \leq 0,05$ и т.д.) означают, что исчисленные показатели (среднее значение и т.п.), а также различия выборок по этим показателям статистически достоверны. Обратный же случай ($P \geq 0,05$ и т.д.) означает, что различия между отдельными выборками не доказаны (статистически недостоверны), нулевая гипотеза принимается, различия между отдельными выборками настолько малы, что ими можно пренебречь, а полученные коэффициенты асимметрии, эксцесса и т.п. – равными нулю [Лакин, 1973].

Контрольные вопросы

1. Можно ли сказать, что генеральная совокупность изучаемых нами объектов (единиц, членов) – это большая выборка? (Ответ: да).
2. Какова характерная черта единиц генеральной совокупности? (Ответ: единицы генеральной совокупности обязательно должны обладать индивидуальностью, самостоятельностью).
3. Чем отличается выборочная совокупность единиц (или выборка, частная выборка) от генеральной совокупности? (Ответ: меньшим размером, лишь только частью изучаемых случайных единиц).
4. Могут ли признаки каждой единицы выборки быть только измерены? (Ответ: нет, они могут быть измерены и подсчитаны).
5. Что такое вариант, или дата, признака? (Ответ: это отдельные конкретные значения (размерности) признаков).
6. Что такое величина в математике? (Ответ: это признак в биометрии).
7. Принято ли в биометрии называть признаками различные свойства живых организмов? (Ответ: да).
8. К каким признакам относят свойства организмов? (Ответ: к качественным признакам).

9. К каким признакам отнести морозостойкость растений? (Ответ: если её делить на категории – растения зимостойкие и незимостойкие, – то надо относить к качественным признакам; если же зимостойкость измерять в баллах, то нужно относить к количественным признакам).

10. Как соотносятся требования рендомизации и репрезентативности в биометрии? (Ответ: рендомизация, т.е. случайный, неумышленный подбор единиц совокупности обеспечивает репрезентативность выборки).

11. Какая выборка считается в биометрии достаточно большой? (Ответ: не менее 100 единиц: это 100 особей в популяции, 100 плодов в пределах особи и т.д.).

12. Означает ли принятие нулевой гипотезы, что различия между выборками недостоверны? (Ответ: да, но лучше говорить, что различия не доказаны, но они малы, ими можно пренебречь).

13. Что выше по абсолютной величине – уровень значимости или уровень достоверности? (Ответ: уровень достоверности).

ГЛАВА 2

Традиционные методы биометрии. Обобщающие показатели

К обобщающим (сводным, или описательным) биостатистическим показателям относят средние значения, показатели изменчивости, формы распределения значений признаков [Терентьев, Ростова, 1977].

2.1 Показатели центральной тенденции значений количественных признаков

Среднее арифметическое значение (или медия). Являясь важнейшим показателем, чрезвычайно часто используется в различных исследованиях, но математически рассчитывается весьма просто. Его удобно обозначать через латинскую букву «*M*» [Терентьев, Ростова, 1977; Зайцев, 1984], что совпадает с первой буквой слова «*Media*, медия, среднее». Формула вычисления этого среднего арифметического значения признака выглядит следующим образом:

$$M = \sum x_i / n,$$

где *M* – среднее арифметическое значение признака;

$\sum x_i$ – сумма конкретных значений (вариантов) признака, полученных внутри *i*-того индивида (особи), или же сумма всех конкретных значений, полученных на всех изучаемых индивидах (от *i* до *n*);

«/» – знак деления числителя на знаменатель;

n – количество вариантов (объем выборки).

Эта классическая формула может быть использована для любого объема выборки. Но чтобы ею удобно пользоваться, значения признака ранжируют, выписав их на бумаге в виде ранжированного невзвешенного вариационного ряда, например, по мере убывания значений признака от максимального значения и до минимального значения или же наоборот. Однако такой ряд лучше применять для так называемых малых выборок, когда $n \leq 30$. При желании исследователь может не ранжировать такие малые выборки. Если же объем выборки велик, то значения признака выписывают в виде ранжированного взвешенного вариационного ряда. При этом удобнее значения признака расположить от минимального до максимального значений, затем разделить этот ряд на классы так, чтобы все значения изучаемого признака попали в этот ряд. После этого вычислить среднее значение для каждого класса и выявить повторяемость (частоту) значений признака, по-

падающих в каждый из классов. Сумма частот значений будет обязательно равна объёму выборки. Взвешенный вариационный ряд можно точно так же применять и для малых выборок. В биометрии существуют прочие методы упрощенного расчёта среднего значения признаков, они достаточно хорошо изложены в существующей учебной и научной литературе [Лакин, 1973; Терентьев, Ростова, 1977; Зайцев, 1984; и мн. др.].

Кроме меди, в биометрии используют также следующие показатели [Терентьев, Ростова, 1977; Зайцев, 1984]. *Мода (Mo)* – наиболее частое (типичное) значение признака (например, за многие годы часто получаемая урожайность, часто встречающаяся высота дерева и т.д.), однако для малых выборок *Mo* обычно не указывают. *Медиана (Me)* – значение признака, которое находится точно в середине ранжированного ряда. *Средняя геометрическая (GM)* – это значения логарифмических показателей, выражающих пропорции и отношения, описываемые посредством геометрических прогрессий (например, величина прироста побегов, индексы размеров органов у растений и т.п.); за счёт логарифмирования кривые прироста становятся прямыми, положительная асимметрия распределения значений признака станет более симметричной. *Средняя гармоническая (H)* – среднее значение, представляющее собой изменение скорости процессов (например, длины прироста или диаметра побегов), используется также при усреднение индексов (например, числа устьиц, клеток листа на единицу площади). *Средняя квадратичная* и *средняя кубическая* – средние значения, выводимые соответственно для площади (например, листовой пластинки) и объёма (например, плода). Формулы для расчёта названных показателей приведены в биометрической литературе.

2.2 Показатели изменчивости значений количественных признаков

При расчёте среднего значения признака необходимо также оценить достоверность вычисленной этой средней по её стандартной ошибке. Но для этого нужно предварительно вычислить показатели изменчивости значений признака, а именно: в первую очередь – это стандартное (или среднее квадратичное) отклонение (его же называют сигмой), затем можно рассчитать также и коэффициент вариации. При большой необходимости вычисляют ошибки сигмы и коэффициента вариации. Все эти формулы приведены в литературе.

Среднее квадратичное отклонение и затем стандартную ошибку среднего значения признака (она же – ошибка выборочной средней, или ошибка выборки) вычисляют по формулам:

$$\sigma = \pm \sqrt{\sum (x_i - M)^2 / (n - 1)} \text{ и}$$

$$m_m = \pm \sigma / \sqrt[3]{n}, \text{ или } m_m = \pm \sigma^2 / n,$$

где σ – стандартное, или среднее квадратичное, отклонение (сигма);

m_m – стандартная ошибка среднего значения признака;

σ^2 – дисперсия (варианса), она же – сумма квадратов отклонений, или средний квадрат отклонений от среднего значения признака (дисперсию очень часто используют в биологии).

Окончательная запись среднего значения признака делается с учётом сигмы и ошибки средней, а именно: $M \pm \sigma$ и $M \pm m_m$.

Формула коэффициента вариации значений признака выглядит так:

$$V = \sigma \times 100\% / M,$$

где V – коэффициент вариации значений признака (в %);

« \times » – знак умножения, который часто не ставится (т.е. просто $V = \sigma 100\% / M$).

Рассмотрим применение всех названных выше формул на практике.

Пример 1. В 1977 г. на Западном Памире (юг Средней Азии, Таджикистан, горный Бадахшан) были изучены по признакам растущие по руслам рек природные популяции облепихи крушиновидной – *Hippophae rhamnoides* L. [Авдеев, 1983а]. Из двух географически крайних и резко изолированных районов Бадахшана приведены данные по изменчивости у восемнадцати и двадцати двух отборных форм облепихи сырой массы 100 плодов. Анализ данных показывает следующее (табл. 1).

Таблица 1 – Сырая масса 100 плодов (x) у облепихи в виде ранжированного невзвешенного вариационного ряда

Сырая масса 100 плодов, в г (x)	Биостатистические показатели					
	n , шт.	$\sum x$, г	M , г	σ , г	m_m , г	V , %
Северо-Западный Памир, пойма реки Ванч						
4,78; 4,88; 5,24; 5,42; 6,16; 6,16; 6,86; 6,86; 6,94; 7,12; 7,42; 7,64; 7,66; 7,72; 8,20; 8,56; 8,98; 11,12	18	127,72	7,10	1,58	0,37	22,25
Юго-Западный Памир, пойма реки Шахдары						
8,00; 8,18; 8,20; 10,20; 11,40; 11,46; 11,56; 12,22; 13,50; 13,68; 13,76; 14,48; 14,88; 15,20; 15,40; 15,60; 17,20; 17,91; 18,20; 18,70; 20,50; 21,22	22	311,45	14,15	3,73	0,80	26,36

Несмотря на сильные (в 2 раза) различия средних значений признака, связанных с экологическими условиями произрастания (по реке Ванч в условиях среднегорья климат более жаркий; по Шахдаре же в условиях

высокогорья он прохладнее), варьирование признака близко, V составляет обычные для природных популяций 22–26%. Из этих же данных можно вычислить значение медианы изучаемого признака. Так, по известной формуле (Терентьев, Ростова, 1977), положение $Me = n / 2 + 0,5$. Тогда у облепихи Ванча значение медианы находится между девятой и десятой отборными формами ($Me = 18 / 2 + 0,5 = 9,5$), другими словами, между значениями 6,94 г и 7,12 г, что близко к среднему значению $M = 7,10$ г. У облепихи Шахдары Me находится между одиннадцатой и двенадцатой формами, в интервале 13,76 г и 14,48 г, что также близко к $M = 14,15$ г (табл. 1). Среднее положения M и Me в этих вариационных рядах показывает, что распределение значений признака подчиняется закону Гаусса (закону нормального распределения), поэтому все выполненные расчёты математически обоснованы.

Может возникнуть сомнение, не является ли максимальное значение признака $x_{18} = 11,12$ г, чуждое, ошибочное для данного вариационного ряда? Ведь оно отстоит от соседнего значения на 2,14 г (табл. 1). Проверить это подозрение можно путём оценки сильно отклоняющегося максимально-го значения [Зайцев, 1984, с 10–11]. Расчёт выглядит так: $(11,12 - 8,98) / (11,12 - 4,88) = 0,343$. Поскольку расчётное значение (0,343) меньше табличного значения 0,449 при $P = 0,01$ и $n = 18$ (Зайцев, 1984, с. 389), то значение x_{18} принадлежит к этому вариационному ряду. В противном случае его нельзя использовать в расчётах, а надо исключить.

Можно проверить принадлежность минимального значения $x_1 = 4,78$ г к данному ряду. Расчёт таков: $(4,88 - 4,78) / (8,98 - 4,78) = 0,02$. По той же таблице при $n = 18$ и $P = 0,01$ видно, что это расчётное значение (0,02) намного меньше табличного (0,449).

Пример 2. В 1978 г. на севере Таджикистана (Южный Тянь-Шань, Гиссаро-Туркестанский географический район, долина реки Анзобдара, бассейн Зеравшана) была изучена изменчивость признаков листа и плода у местной популяции облепихи крушиновидной [Авдеев, 1983а, 1985]. Всего учтены признаки у 70 женских и мужских форм облепихи. Однако для расчётов исключена одна из изучаемых форм облепихи, имеющая сильно отклоняющееся в этом вариационном ряду значение площади листовой пластинки площадью в 4,5 см². Что это необходимо было сделать, можно убедиться из следующего расчёта: $(4,5 - 2,8) / (4,5 - 1,0) = 0,486$, а это уже больше табличного (0,369). Выборка является, в итоге, большой (69 форм), поэтому составлен ранжированный взвешенный ряд по площади листовой пластинки с последующим расчётом всех необходимых в этом случае биостатистических данных (табл. 2).

Расчёты проводили по способу распределения много повторяющихся дат (Зайцев, 1984, с. 30–32). Среднее значение по обычным формулам для линейных величин вычисляли так: $M = \sum fx / n = 126,7 / 69 = 1,84$ см². Но

выше уже говорилось, что M для квадратных величин определяется по формуле средней квадратичной величины. Поэтому $M = \sqrt[2]{241,84/69} = 1,87 \text{ см}^2$. Разница получилась в этом случае небольшой. Дисперсия $\sigma^2 = [fx^2 - (fx)^2 / n] / (n - 1) = [241,84 - (126,7)^2 / 69] / 68 = [241,84 - 16052,89 / 69] / 68 = (241,84 - 232,65) / 68 = 0,135$. Отсюда находим, что $\sigma = \sqrt[2]{0,135} = 0,37 \text{ см}^2$.

Из приведённых данных следует, что изменчивость площади листовой пластинки на ростовых побегах этой популяции плодоносящей облепихи является также средней, V составил обычные 20%. Площадь листовой пластинки оказывается мелкой, в среднем равна $1,9 \text{ см}^2$, изменяется от $0,9 \text{ см}^2$ до $2,8 \text{ см}^2$, как исключение достигает величины в $4,5 \text{ см}^2$. Медиана $Me = 69 / 2 + 0,5 = 35$, т.е. соответствует значению площади листовой пластинки тридцать пятой формы, т.е. $1,8 \text{ см}^2$, что близко к среднему значению, равному $M = 1,87 \text{ см}^2$ (табл. 2).

Таблица 2 – Площадь листовой пластинки (x) у облепихи крушиновидной из поймы реки Анзобдара (Южный Тянь-Шань, бассейн Зеравшана) в виде ранжированного взвешенного вариационного ряда

Площадь листовой пластинки				Биометрические показатели признака			
Значение признака, x (см^2)	Частота признака, шт. (f)	fx	fx^2	M , см^2	σ , см^2	m_M , см^2	V , %
0,9	1	0,9	0,81	1,87	0,37	0,04	19,79
1,0	3	3,0	3,00				
1,1	2	2,2	2,42				
1,2	1	1,2	1,44				
1,3	3	3,9	5,07				
1,4	5	7,0	9,80				
1,5	3	4,5	6,75				
1,6	8	12,8	20,48				
1,7	4	6,8	11,56				
1,8	6	12,8	23,04				
1,9	7	13,3	25,27				
2,0	5	10,0	20,00				
2,1	4	8,4	17,64				
2,2	8	17,6	38,72				
2,3	4	9,2	21,16				
2,4	1	2,4	5,76				
2,6	2	5,2	13,52				
2,8	2	5,5	15,40				
–	$n = 69$	$\Sigma = 126,7$	$\Sigma = 241,84$	–	–	–	–

Примечание. Здесь и далее прочерк означает отсутствие расчётов.

В литературе есть формулы для приблизительного расчёта сигмы по размаху варьирования значений признака [Зайцев, 1984, с. 33–34]. Взяв данные из таблиц 1 и 2, можно проверить эти формулы. Так, по таблице 1 для ванчской облепихи $\sigma = 1,58$ г, для облепихи из Шахдары $\sigma = 3,73$ г. Из таблицы 2 следует, что $\sigma = 0,37$ см². Существуют два основных способа быстрого (приблизительного) расчёта значений сигмы. При первом способе исходят из известного положения, что весь размах варьирования значений признаков укладывается в 6 σ , при втором способе используют табличный коэффициент, размещённый в знаменателе дроби [Зайцев, 1984, с. 389]. Проведённые расчёты показывают следующее.

При первом способе для ванчской облепихи получаем $\sigma = (11,12 - 4,78) / 6 = 1,06$ г, для шахдаринской облепихи $\sigma = (21,22 - 8,00) / 6 = 2,20$ г. При фактическом значении $\sigma = 1,58$ г для ванчской облепихи и $\sigma = 3,73$ г для шахдаринской облепихи эти расчёты не соответствуют истине, они сильно занижают значения сигмы. Если же применить второй способ, то получаем уже совпадающие расчёты. Так, для ванчской облепихи имеем $\sigma = (11,12 - 4,78) / 4,0 = 1,58$ г (те же данные, 1,58 г, что и приводятся в табл. 1); для шахдаринской облепихи $\sigma = (21,22 - 8,00) / 4,0 = 3,31$ г (но $\sigma = 3,73$ г в табл. 1). Оба способа оказались более применимы для расчёта сигмы по площади листовой пластинки, у которой фактическое значение $\sigma = 0,37$ см². Однако если при первом способе $\sigma = (2,8 - 0,9) / 6 = 0,32$ см², то при втором способе $\sigma = (2,8 - 0,9) / 5,0 = 0,38$ см². То есть при втором способе получено почти полное совпадение приблизительных данных по расчёту сигмы с фактическими данными (табл. 2). Г. Н. Зайцев [1984] также сообщает, что второй способ даёт более точные результаты.

Вычисленные средние значения признаков есть результат выборки 18–69 форм из популяций, т.е. из генеральных совокупностей. В этой связи рекомендуют оценивать уровень значимости (P) средних значений из выборки значениям самой популяции [Зайцев, 1984, с. 12–13]. Проводится это с помощью критерия Стьюдента (t) по формуле:

$$t = M / m_M.$$

Сделав все необходимые расчёты по этой формуле на основе данных таблиц 1 и 2, можно убедиться, что выборочные значения M достоверны при высоком уровне значимости ($P < 0,001$). Это означает, что выборка является репрезентативной и рендомизированной, а расчётные значения t в трёх изученных популяциях облепихи равны соответственно округлённо 19,2; 17,7 и 46,8 при максимально требуемом табличном значении [Зайцев, 1984, с. 389] порядка 3,4–4,0.

Приведём расчёты по ранжированным взвешенным вариационным рядам, в которых значения признака разделены на классы (табл. 3–5).

Пример 3. В 1982 г. в Центральном Таджикистане, на северном склоне хребта Сурхо, на левой террасе реки Эляк (вблизи кишлака Хами-Савра Файзабадского района) были изучены у местной ценопопуляции микро-вишни бородавчатой [*Microcerasus prostrata* var. *verrucosa* (Franch.) Erem. et Yushev] признаки плодов и вегетативных органов [Авдеев, 1992, 1997]. В таблице 3 дан анализ изменчивости массы эндокарпия (косточки) этого растения. Крайние значения признака, 0,50 г и 1,35 г были разбиты на $k = 7$ классам (см. [Зайцев, 1984, с. 388]) соответственно с интервалом класса, составляющим $c = 0,12$ г. Последующие расчёты не отличаются от расчётов, данных в примере 2. Медиана заключена в самом крупном классе, имеющим 22 изученные особи микровишни (это двадцать шестая особь), тем самым Me очень близка к среднему значению признака (M). Коэффициент вариации (V , %) имеет также среднюю величину (23%). Критерий Стьюдента $t = 31,3$, что говорит о полном соответствии этой изученной частной выборки генеральной (популяционной) совокупности ($P < 0,001$). Если оценить оба выше названных способа приблизительного подсчёта сигмы, то отметим, что все они дают различные цифры: при первом способе, основанном на 6σ , получаем $\sigma = 0,14$ г, при втором способе, табличном, $\sigma = 0,17$ г. Самый точный – второй способ.

Этот пример интересен тем, что обычный глазомерный просмотр распределения признака показывает, что наблюдается так называемый эксцесс значений (островершинность). В самом деле, в ряду частот (табл. 3, колонка 3) в классе 0,89–1,01 г частота значений признака составляет 22 шт., тогда как у соседних классов частота имеет по 8 шт. В этой связи нужен расчёт показателя эксцесса (E) и оценка его достоверности. Формула для расчёта эксцесса следующая [Лакин, 1973]:

$$E = \sum f(x_i - M)^4 / n\sigma^4 - 3,$$

где x_i – середина каждого класса признака и f – его частота,

M – среднее значение признака,

n – число изучаемых особей (форм),

σ^4 – сигма в четвёртой степени, остальные обозначения – общепринятые.

Расчёты весьма простые, они показывают, что $E_{\text{факт.}} = +0,20$, что меньше $E_{\text{теор.}} = 0,84$, эксцесс является положительным (островершинным), нулевая гипотеза сохраняется, т.е. эксцесс равен нулю ($P > 0,05$) [Лакин, 1973]. Это означает, что внешняя оценка распределения изучаемого признака без проведения статистических расчётов может создавать обманчивое впечатление о высоком уровне эксцесса. В этом примере распределение значений признака математически близко к нормальному закону (закону Гаусса).

Таблица 3 – Масса 10 косточек (x) у микровишни бородавчатой – разновидности микровишни простёртой – из Центрального Таджикистана (северный склон хребта Сурхо, ценопопуляция Чекурак-1) в виде ранжированного взвешенного вариационного ряда

Исходные данные значений признака					Биометрические показатели признака, г			
границы класса, г	середина класса, г(x)	частота, шт. (f)	fx	fx^2	M , г	σ , г	m_M , г	V , %
0,50–0,62	0,56	2	1,12	0,63	0,94	0,17	0,02	18,08
0,63–0,75	0,69	5	3,45	2,38				
0,76–0,88	0,82	8	6,56	5,38				
0,89–1,01	0,95	22	20,90	19,86				
1,02–1,14	1,08	8	8,64	9,33				
1,15–1,27	1,21	4	4,84	5,86				
1,28–1,40	1,34	2	2,68	3,59				
$c = 0,12$	$k = 7$	$n = 51$	$\Sigma = 48,19$	$\Sigma = 47,03$				

Пример 4. Неподалёку от предыдущей ценопопуляции, в складках хребта Сурхо, в 1985 г. была изучена другая, наиболее крупная из всех, ценопопуляция микровишни бородавчатой, называемая Чекурак-3 [Авдеев, 1992, 1997]. В таблице 4 приведены необходимые для сравнительного анализа биостатистические данные.

Таблица 4 – Масса 10 косточек (x) у микровишни бородавчатой из Центрального Таджикистана (северный склон хребта Сурхо, ценопопуляция Чекурак-3) в виде ранжированного взвешенного вариационного ряда

Исходные данные значений признака					Биометрические показатели признака, г			
границы класса, г	середина класса, г (x)	частота, шт. (f)	fx	fx^2	M , г	σ , г	m_M , г	V , %
0,55–0,63	0,59	8	4,72	2,78	0,86	0,17	0,02	19,76
0,64–0,72	0,68	18	12,24	8,32				
0,73–0,81	0,77	20	15,40	11,86				
0,82–0,90	0,86	23	19,78	17,01				
0,91–0,99	0,95	12	11,40	10,83				
1,00–1,08	1,04	13	13,52	14,06				
1,09–1,17	1,13	10	11,30	12,77				
1,18–1,26	1,22	2	2,44	2,98				
1,27–1,35	1,31	1	1,31	1,72				
$c = 0,08$	$k = 9$	$n = 107$	$\Sigma = 92,11$	$\Sigma = 82,33$	–	–	–	–

Анализ этих данных на возможное проявления в них эксцесса показал, что $E = -0,70$; при табличном значении $E = 0,82$ ($P = 0,05$) такое распределение значений изучаемого в этой популяции признака «масса косточки» показывает на отсутствие отрицательного эксцесса.

Вторая возможная особенность этого распределения – асимметрия значений признака. Формула для исчисления коэффициента асимметрии (As) выглядит следующим образом (Лакин, 1973):

$$As = \sum f(x_i - M)^3 / n\sigma^3.$$

Так, левее класса значений в $0,82-0,90$ г, где содержится $M = 0,86$ г, сумма частот значений составляет 46 шт., тогда как правее M эта сумма меньше и равна частотам в 38 шт. (табл. 4). Проводить расчёты As нужно аккуратно, ведь в них используется третья степень показателей, а поэтому они получаются различными по знакам. Расчёты показывают, что $As = (-0,28 + 0,47) / 0,52 = +0,36$. Табличное значение As будет составлять (при $P = 0,05$) уже более близкое значение, равное $0,38$ [Лакин, 1973, с. 328]. Но, тем не менее, получаем $0,36 < 0,38$, так что даже при самом низком уровне значимости явления асимметрии нет ($P > 0,05$). Таким образом, у соседних популяций микровишни бородавчатой, разделённых лишь складками хребта, изменчивость однотипна, даже если изучены 51 и 107 случайно отобранных особей. При глазомерном же учёте распределения признака создаётся ложное впечатление, что в популяции Чекурак-3 за счёт асимметрии признака (слева – 46 особей с мелкой косточкой, справа – 38 особей с более крупной косточкой) происходит накопление (т.е. идёт естественный отбор) мелкокосточковых особей. Но биостатистический анализ существования отбора не подтверждает.

Ниже приведены пример расчёта As и действия естественного отбора в популяциях (Авдеев, 2014а; табл. 5 и 6).

Пример 5. В 1989 г. в горах Юго-Западного Копетдага (север Передней Азии, Туркменистан), по склонам долины заповедной Айдере была изучена природная популяция миндаля обыкновенного по признакам косточки и ряда других органов [Авдеев, 1997]. Результаты исследования изменчивости по массе косточки у этого вида приведены в таблице 5. В этом примере получена правосторонняя (положительная) асимметрия, так как правее класса максимальных значений изучаемого признака, где содержится $M = 2,50$ г, выделяются 64 частоты значений признака, а левее – лишь 49 частот. Однако вершина распределения этого признака сдвинута соответственно влево от среднего значения M . Действительно, расчёты показывают, что коэффициент асимметрии $As = +0,46$ (при $0,01 < P < 0,05$), он достоверный и положительный. Значения же эксцесса оказались недостоверными ($E = -0,73$ при $P > 0,05$). Согласно теории эволюции [Северцов, 1987], асим-

метрия в распределении значений признака свидетельствует о преимущественном отборе особей с одними значениями, гибели (элиминации) особей с другими значениями признаков. В данной популяции частота крупнокосточковых особей на 31% ($64 / 49 = 1,31$) выше, чем мелкокосточковых. Это значит, что здесь происходит преимущественное накопление особей с наиболее крупными косточками и, стало быть, с крупными семенами, а эволюция на мелкосемянность у этого вида миндаля уже завершилась [Авдеев, 2014а]. Из известных в науке форм естественного отбора рассчитанный для данной популяции A_s указывает на наличие его движущей формы (см. [Северцов, 1987]).

Таблица 5 – Масса 1 косточки (x) у миндаля обыкновенного (*Amygdalus communis* L.) из Юго-Западного Копетдага (южный склон Сянт-Хасардагского хребта, ущелье Айдеге) в виде ранжированного взвешенного вариационного ряда

Исходные данные значений признака					Биометрические показатели признака, г			
границы класса, г	середина класса, г (x)	частота, шт. (f)	fx	fx^2	M , г	σ , г	m_M , г	V , %
0,92–1,23	1,08	3	3,24	3,50	2,50	0,64	0,05	25,60
1,24–1,55	1,40	3	4,20	5,88				
1,56–1,87	1,72	14	24,08	41,42				
1,88–2,19	2,04	29	59,16	120,69				
2,20–2,51	2,36	32	75,52	178,23				
2,52–2,83	2,68	26	69,68	186,74				
2,84–3,15	3,00	17	51,00	153,00				
3,16–3,47	3,32	10	33,20	110,22				
3,48–3,79	3,64	6	21,84	79,50				
3,80–4,11	3,96	2	7,92	31,36				
4,12–4,43	4,28	3	12,84	54,96				
$c = 0,31$	$k = 11$	$n = 145$	$\Sigma = 362,68$	$\Sigma = 965,50$				

Пример 6. В 1990 г. в горах Центрального Копетдага (север Передней Азии, Туркменистан) была изучена природная популяция миндаля туркменского [Авдеев, 1997; табл. 6]. Если же внешне оценить характер распределения изучаемого признака «масса 1 косточки», то можно видеть, что в пределах классов изменчивости признака от 0,23 до 0,32 г наблюдается эксцесс, а также существует правосторонняя асимметрия. Однако проведённые расчёты высокодостоверно доказывают только лишь наличие эксцесса ($E = +1,03$ при $P < 0,001$), $A_s = +0,03$ (при $P > 0,05$), т.е. асимметрия этого признака нулевая, точнее говоря, она статистически недостоверна.

Последний вывод означает, что в этой популяции миндаля туркменского, в отличие от изученной популяции миндаля обыкновенного, не происходит отбора на массу косточки. Экссесс же признака в пределах класса его среднего значения (0,30 г) в популяции миндаля туркменского показывает, что в ней явно идёт отбор в пользу особей со средним значением признака «масса косточки», т.е. в пользу гетерозигот, признаки которых у растений всегда находятся в центре ранжированного вариационного ряда (см. [Авдеев, 1999]). В современной теории эволюции эксцесс считается формой проявления чрезвычайно распространённой в природных условиях стабилизирующей формы естественного отбора средних по признакам особей [Северцов, 1987].

Таблица 6 – Масса 1 косточки (x) у миндаля туркменского (*Amygdalus turcomanica* Lincz.) из Центрального Копетдага (западный склон основного хребта, северо-восточнее горы Душак, местечко Чаек) в виде ранжированного взвешенного вариационного ряда

Исходные данные значений признака					Биометрические показатели признака, г			
границы класса, г	середина класса, г (x)	частота, шт. (f)	fx	fx^2	M , г	σ , г	m_M , г	V , %
0,13–0,17	0,15	7	1,05	0,16	0,30	0,08	0,01	26,67
0,18–0,22	0,20	14	2,80	0,56				
0,23–0,27	0,25	23	5,75	1,44				
0,28–0,32	0,30	25	7,50	2,25				
0,33–0,37	0,35	16	5,60	1,96				
0,38–0,42	0,40	11	4,40	1,76				
0,43–0,47	0,45	5	2,25	1,01				
0,48–0,52	0,50	3	1,50	0,75				
$c = 0,04$	$k = 8$	$n = 104$	$\Sigma = 30,85$	$\Sigma = 9,89$	–	–	–	–

Представленные выше биометрические данные получены на основе измерения признаков особей (генотипов), входящих в популяцию. Но имеет интерес изучить изменчивость этих признаков в пределах кроны или клона отдельной особи (сорта, формы), ибо считают, что эта изменчивость, называемая метамерной, возникающая под влиянием только экологических факторов [Петров, Драгавцев, 1969], много ниже изменчивости генотипов. Также считают, что из этих признаков менее изменчивы относительные размеры органов. Измерения различных признаков выполнены автором пособия на культиварах, формах облепихи и видах лоха из семейства *Elaeagnaceae* Juss. (табл. 7; прил. 1). Учёт же индекса (т.е. отношения

длины к максимальной ширине) сформированной листовой пластинки на ростовых побегах (ауксибластах) у облепихи проводили на клонах сортов, форм, полученных зелёными черенками, а у видов лоха – в пределах кроны одного растения семенного происхождения [Авдеев, 1979; см. табл. 7].

Пример 7. Изучение внутриклоновой и внутрикронной изменчивости индекса листовой пластинки проведено в 1977 г. в условиях Памирского ботанического сада (ПБС) им. проф. А. В. Гурского (Бадахшан, 2320 м над ур. моря) на интродуцентах и местных формах облепихи крушиновидной и различных видов лоха (табл. 7). Из данных следует, что изменчивость по индексу листовой пластинки, этого относительного показателя, внутри клонов (облепиха) и внутри кроны (лох) составляет соответственно 8–13% и 9–19%. Это является довольно значительной величиной, однако, действительно, меньше изменчивости особей внутри популяций, которая у облепихи не бывает ниже 10–12%, а у других растений – намного выше.

Таблица 7– Индекс листовой пластинки (x) у облепихи и лоха, растущих в Памирском ботаническом саду (Северо-Западный Памир), в виде неранжированного вариационного ряда

Индекс листовой пластинки (x)	Биостатистические показатели					
	n , шт.	$\sum x$	M	σ	m_M	V , %
1	2	3	4	5	6	7
Сорт Витаминная (Алтай, Западная Сибирь)						
10,84; 10,50; 10,13; 9,16; 9,15; 9,07; 8,95; 8,70 ; 8,44; 8,38; 8,14; 8,00; 7,89; 7,86; 7,56	15	132,77	8,85	0,92	0,24	10,40
Сорт Дар Кагуни (Алтай)						
10,53; 10,26; 9,74; 9,65; 9,53; 9,37; 9,20; 8,94 ; 8,49; 8,47; 8,35; 8,30; 8,21; 8,01; 8,00	15	135,05	9,00	0,82	0,21	9,11
Форма Башкауc-32 (Б-32, Алтай)						
8,77; 8,46; 7,81; 7,59; 7,57; 7,53; 7,28; 7,26 ; 7,20; 7,14; 7,12; 7,07; 7,00; 6,50; 6,40	15	110,70	7,38	0,63	0,16	8,54
Мужская форма (опылитель, Алтай)						
9,87; 9,63; 9,44; 9,43; 9,33; 9,23; 8,80; 8,78 ; 8,75; 8,38; 8,27; 8,24; 8,12; 7,87; 7,56	15	131,70	8,78	0,71	0,18	8,09
Местная форма ПБС-1 (Бадахшан, г. Хорог, по арыку реки Гунт)						
7,60; 6,71; 6,29; 6,20; 6,19; 6,00; 5,85; 5,85 ; 5,82; 5,69; 5,69; 5,64; 5,48; 5,33; 5,00	15	89,34	5,96	0,76	0,20	12,75
Местная форма ШХ-1 (г. Хорог, по пойме Шахдары)						
6,00; 5,71; 5,53; 5,25; 5,11; 5,10; 5,00; 5,00 ; 4,68; 4,65; 4,52; 4,50; 4,50; 4,38; 4,19	15	74,12	4,94	0,66	0,17	13,36

Продолжение таблицы 7

1	2	3	4	5	6	7
Лох зонтичный – <i>Elaeagnus umbellata</i> Thunb., интродуцент из южной Азии						
3,05; 2,83; 2,79; 2,79; 2,72; 2,72; 2,70; 2,67 ; 2,58; 2,58; 2,56; 2,56; 2,50; 2,32; 1,90	15	39,27	2,62	0,26	0,07	9,92
Лох серебристый – <i>Elaeagnus argentea</i> Pursh., интродуцент из Северной Америки						
2,31; 2,20; 2,20; 2,20; 2,20; 2,02; 2,00; 2,00 ; 2,00; 2,00; 2,00; 1,85; 1,85; 1,77; 1,62	15	30,22	2,01	0,19	0,05	9,45
Лох узколистный – <i>Elaeagnus angustifolia</i> L., местный вид из Средней Азии						
6,33; 6,00; 5,90; 5,59; 5,50; 5,25; 5,00; 4,80 ; 4,76; 4,76; 4,36; 4,35; 4,28; 3,83; 3,75	15	74,46	4,96	0,79	0,20	15,93
Лох восточный – <i>Elaeagnus orientalis</i> L., местный вид из Средней Азии						
5,00; 4,56; 4,52; 4,41; 4,30; 4,11; 4,09; 3,85 ; 3,60; 3,33; 3,28; 3,24; 3,18; 3,16; 2,21	15	56,84	3,79	0,73	0,19	19,26

Примечание. Жирным шрифтом выделено значение медианы; n – число изученных листьев.

Для сравнения приводим данные по изменчивости индекса листовой пластинки и относительных размеров признаков плода у вишни (табл. 8).

Пример 8. В условиях культуры у ряда корнесобственных сортов и селекционных форм вишни изучены параметры признаков листовой пластинки и плода [Сапрыкина, 2014]. На основании полученных данных было рассчитано внутриклоновое (сорта Шакировская, Багряная) и внутрикронное (остальные культивары) варьирование признаков плода и листовой пластинки (табл. 8). Как видим, индекс листовой пластинки как внутри клона, так и кроны (особи) изменяется одинаково, составляя 6–23%, т.е. почти столько же, как и у облепихи, лоха. Относительные же размеры признаков плода у вишни варьируют практически так же (8–24%), особенно по соотношению массы и высоты плода (табл. 8).

Таблица 8 – Относительные размеры листовой пластинки и плода у ряда культиваров вишни (*Cerasus Mill.*) в Оренбуржье (Приуралье)

Название сорта, формы	Биостатистические показатели отношения							
	длины к ширине (см) листовой пластинки (индекс пластинки)				массы (г) к высоте плода (см)			
	M	σ	m_M	$V, \%$	M	σ	m_M	$V, \%$
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Шакировская	2,43	0,25	0,08	10,29	2,53	0,23	0,07	9,09
Саратовская Расплётка	2,27	0,13	0,04	5,73	1,87	0,30	0,09	16,04

Продолжение таблицы 8

1	2	3	4	5	6	7	8	9
П-О-1	1,40	0,25	0,08	17,86	2,31	0,42	0,13	18,18
Пт-Н-2	1,66	0,29	0,09	17,47	1,38	0,18	0,06	13,04
Багряная	1,91	0,34	0,11	17,80	2,04	0,17	0,05	8,33
Б-2	1,80	0,42	0,13	23,33	1,86	0,44	0,14	23,66
Название сорта, формы	массы (г) к ширине плода (см)				массы (г) к толщине плода (см)			
	M	σ	m_M	$V, \%$	M	σ	m_M	$V, \%$
Шакировская	2,66	0,26	0,08	9,77	3,08	0,34	0,11	11,04
Саратовская Расплётка	1,77	0,29	0,09	16,38	1,83	0,35	0,11	19,12
П-О-1	1,96	0,32	0,10	16,33	2,29	0,34	0,15	14,85
Пт-Н-2	1,29	0,19	0,06	14,73	1,37	0,18	0,06	13,14
Багряная	1,63	0,13	0,04	7,98	1,86	0,18	0,06	9,68
Б-2	1,53	0,32	0,10	20,92	1,80	0,30	0,09	16,67

Тезис о резко сниженной внутрикроссной (метамерной) изменчивости чаще имеет подтверждение на таких генеративных органах, как цветки, семена. В этой связи проанализируем данные таблиц 9 и 10.

Пример 9. В 1976 г. на Юго-Западном Памире отобраны лучшие местные формы облепихи из дикорастущих зарослей. Была поставлена задача – изучить изменчивость такого общепринятого показателя, как масса 100 семян, собранных с одного куста (отпрыска) каждой формы. Семена взвешивали по 100 шт. в десятикратной повторности, т.е., в конечном счете, в опыте были задействованы 1000 семян (100 шт. \times 10). Если сравнить данные таблиц 9 и 1 по облепихе, то очевидно, что изменчивость массы семян в среднем в 7–8 раз ниже, чем плодов. То есть влияние экологических факторов при формировании семян является минимальным, составляя не 22–26% как у плодов, а лишь 1–5% у семян.

При работе с семенами может встать вопрос: сколько нужно взять повторностей, чтобы получить достоверную выборку по семенам? Для этого по отборным формам облепихи сначала взвешивали выборку из 100 семян, затем составляли выборку из 200 семян, 300 семян и т.д., до выборки из 1000 семян. Но массу семян каждый раз пересчитывали на 100 шт. Из таблицы 10 хорошо видно, что достоверной (представительной, достаточной для характеристики партии семян) является даже одна выборка по 100 семян. Это можно доказать, если по хорошо известным формулам [Зайцев, 1984; см. пример 1] провести оценку принадлежности каждой выборки семян к данному вариационному ряду. Можно убедиться, что любая партия семян от 100 до 1000 шт. даёт сходные данные по их массе, достоверно

не отличимые друг от друга (табл. 10). Тем не менее, если в выборке использовать не 100 семян, а больше, то изменчивость внутри кроны можно уменьшить в 2–4 раза. При выборке в 100 семян варьирование составляет 1,2–5,4%, при более крупных выборках оно равно 0,2–5,4%; у ряда форм облепихи (Барвозская Крупноплодная, Анджин-1) изменчивость внутри кроны приближается к нулю (см. табл. 9 и 10).

Таблица 9 – Внутрикронная изменчивость массы 100 семян у отборных форм облепихи крушиновидной на Юго-Западном Памире (1976 г.)

Масса 100 семян в десятикратной повторности, г (неранжированный вариационный ряд)	M , г	σ , г	m_M , г	V , %
Форма Барвозская Крупноплодная				
0,879; 0,884; 0,886; 0,884; 0,901; 0,878; 0,882; 0,880; 0,850; 0,889	0,881	0,011	0,003	1,25
Форма Жёлтая Овальная				
0,889; 0,899; 0,905; 0,918; 0,911; 0,855; 0,844; 0,810; 0,805; 0,800	0,864	0,047	0,015	5,44
Форма Красная Бесколочая				
0,962; 0,981; 0,996; 0,972; 0,946; 0,934; 0,940; 0,971; 0,920; 0,976	0,960	0,024	0,008	2,50
Форма Анджин-1				
1,043; 1,027; 1,020; 1,061; 1,076; 1,052; 1,012; 1,000; 1,062; 1,072	0,881	0,011	0,003	1,25
Форма Анджин-2				
0,818; 0,852; 0,810; 0,879; 0,814; 0,822; 0,826; 0,816; 0,815; 0,791	0,824	0,024	0,008	2,91
Форма Анджин-3				
0,794; 0,808; 0,826; 0,860; 0,800; 0,820; 0,831; 0,806; 0,824; 0,809	0,818	0,019	0,006	2,32

Выше на облепихе рассматривалось внутрикронное варьирование признака «масса 100 семян». Если же на ней учитывать индивидуальные размеры каждого семени, то вполне можно ожидать, что это варьирование увеличится. Для этого изучена изменчивость признака «длина семени». Этот признак можно легко измерить, а массу же одного семени у очень мелкосемянной облепихи учесть очень трудно.

Таблица 10 – Масса 100 семян в зависимости от объёма их выборки в кроне куста у отборных форм облепихи крушиновидной на Юго-Западном Памире (1976 г.)

Объём выборки семян, шт. (варианты опыта)	Название отборной формы и масса 100 семян в каждой из десяти выборок, г				
	Барвозская Крупноплодная	Жёлтая Овальная	Красная Бесколючая	Анджин-1	Анджин-3
1	2	3	4	5	6
100	0,879	0,882	0,962	1,043	0,794
200	0,882	0,894	0,975	1,034	0,801
300	0,883	0,904	0,982	1,030	0,807
400	0,883	0,913	0,981	1,038	0,822
500	0,887	0,912	0,974	1,046	0,817
600	0,885	0,870	0,967	1,047	0,817
700	0,885	0,839	0,963	1,042	0,818
800	0,884	0,818	0,964	1,036	0,817
900	0,880	0,801	0,959	1,039	0,817
1000	0,881	0,788	0,961	1,042	0,817
Биометрические показатели изменчивости массы 100 семян					
M , г	0,883	0,862	0,969	1,040	0,813
σ , г	0,002	0,047	0,008	0,005	0,009
m_M , г	0,001	0,015	0,003	0,002	0,003
V , %	0,23	5,45	0,82	0,48	1,11

Пример 10. В юго-восточной части Центрального Таджикистана в 1982 г. создана географическая коллекция из 70 сортов и форм облепихи, размноженной укоренёнными черенками. Итоги их изучения приводим по статьям [Авдеев, 1985; Авдеев, Крекнина, 1987] и данным полевых журналов (n в выборке составляло 40–80 семян). Из таблицы 11 следует, что варьирование внутри кроны по длине семени стало вдвое выше, чем массы 100 семян, составив по годам 2–9%. Отчётливо видно, что длина семян, изученная на одних и тех же кустах (т.е. метамерно), изменяется под влиянием экологических факторов, складывающихся в различные годы. Это выражается как в изменении средней длины семени (M) максимум на 6–16%, так и самого коэффициента вариации (V) – максимально в 1,1–1,6 раза (табл. 11). Исходя из данных, можно заключить, что экологические условия в основном (в среднем на 35%) расширяют диапазон изменчивости признака, но изменяют и его среднее значение.

Таблица 11 – Показатели внутрикромной изменчивости длины семени у отборных форм облепихи в коллекции

Название формы, её краткая характеристика и происхождение в дикорастущих популяциях или в коллекциях научных учреждений	1985 г.					1986 г.					1987 г.					
	M, мм	σ, мм	m _{np} , мм	V, %	M, мм	σ, мм	m _{np} , мм	V, %	M, мм	σ, мм	m _{np} , мм	V, %	M, мм	σ, мм	m _{np} , мм	V, %
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13			
Юго-восток Таджикистана, Северо-Западный Памир, долина реки Ванч, Ванчский район																
Форма Г-В, очень высокорослая, быстрорастущая, мелкоплодная, с очень высоким содержанием витамина С (близ кишлака Гумафт)	3,78	0,22	0,02	5,82	3,74	0,18	0,02	4,81	3,21	0,21	0,03	6,54				
Форма С-1В, высокоурожайная, с высоким содержанием витамина С (близ кишлака Сутварг)	3,68	0,11	0,01	2,99	3,46	0,10	0,01	2,89	3,68	0,09	0,01	2,44				
Форма С-7В, высокоурожайная, одна из наиболее крупноплодных, с высоким содержанием витамина С (близ кишлака Сутварг)	4,01	0,28	0,04	6,98	4,08	0,20	0,02	4,90	3,55	0,22	0,03	6,20				
Центральный Таджикистан, долина реки Сурхоб, Гармский район																
Форма Н-1Г, с наиболее длинной плодоножкой и легко опадающими при созревании плодами (близ кишлака Нимичак)	3,95	0,26	0,04	6,58	4,23	0,34	0,04	8,04	3,88	0,30	0,03	8,88				
Формы из ботанических садов Западной Европы и СССР																
Форма 25–59, высокорослая, быстрорастущая, высокомасличная (Швейцария, г. Базель)	4,82	0,26	0,03	5,39	4,78	0,19	0,02	3,97	4,11	0,20	0,03	4,87				

Продолжение таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Форма № 32632, плоды покрыты коричневым опушением, декоративная, высокомасличная, очень урожайная (Финляндия)	4,45	0,20	0,02	4,49	4,37	0,22	0,02	5,03	4,06	0,18	0,02	4,43
Форма Т-3, крупноплодная (селекции Т. Т. Трофимова, СССР, МГУ им. М. В. Ломоносова)	5,59	0,28	0,04	5,01	5,15	0,26	0,03	5,05	5,28	0,22	0,05	4,17
Форма Т-2, высокомасличная (то же)	5,03	0,22	0,02	4,37	5,35	0,40	0,04	7,48	–	–	–	–
Форма Т-4, крупноплодная, с лёгким отрывом плодоножки при сборе плодов (то же)	6,65	0,21	0,03	3,16	6,07	0,24	0,03	3,95	–	–	–	–

Примечание. Формы Г-В и 25–59 сохраняют в коллекции сильнорослость, а форма Г-В – также и мелкоплодность, форма Н-1Г имеет длинную плодоножку (5–8 мм), все таджикские формы снизили в коллекции урожайность. Прочерк – отсутствие данных.

Полученные различия средних значений длины семени (M) у одного сорта, формы по годам, если их оценить с помощью известного критерия Стьюдента [Терентьев, Ростова, 1977, с. 44–45; Зайцев, 1984, с. 251–253; и др.], оказываются достоверными при различии средних, если они больше чем на 0,3–0,4 мм. Поэтому, учитывая различия по M в таблице 11, можно указать, что, например, недостоверно различаются M в 1985 и 1986 гг. у форм Г-В, С-1В, 25–59, № 32632, во все годы у формы Н-1Г, совсем нет различий в 1985 и 1987 гг. у формы С-1В. Резко и достоверно различны M в 1985 и 1987 гг. у форм Г-В, С-7В и т.д. (табл. 11).

Чуть выше сделаны ссылки на литературу, в которой приведены все необходимые формулы для расчёта достоверности различий частных выборок по средним значениям признака. Для быстрой же оценки этих различий, при условии достаточно больших частных выборок и распределения признаков, близком к гауссовому, можно рекомендовать следующую классическую формулу критерия Стьюдента (t):

$$t = (M_1 - M_2)^2 / (m_1^2 + m_2^2),$$

где M_1 и M_2 – среднее значение признака в первой и второй сравниваемых выборках, а m_1 и m_2 есть соответственно их стандартные ошибки. Если в результате расчётов получаем значение, которое будет больше чем 9, то различия средних достоверны, если же менее чем 9, то их нельзя считать достоверными, они являются недоказанными [Зайцев, 1984, с. 253].

При изучении культивируемых растений, произрастающих в разных частях какого-либо географического региона, возникает необходимость быстро оценить различия местных популяций по ряду ценных признаков. Для этого достаточно сопоставить средние значения (M) и дисперсии (σ^2) по этим признакам с исчислением соответственно критериев Стьюдента и Фишера [Зайцев, 1984]. Однако расчёт этих критериев возможен при двух основных условиях: а) частные выборки должны относиться к единой генеральной совокупности; б) распределение значений признака внутри каждой частной выборки должно приближаться к нормальному типу, или гауссовскому [Лакин, 1973].

Пример 11. В 1976–1980 гг. на территории Таджикистана были изучены и выделены для культуры ценные местные формы ореха грецкого (*Juglans regia* L.), локализованные в трёх географических районах: на Северо-Западном Памире (Бадахшан, долина реки Ванч), в Гиссаро-Алае (Центральный Таджикистан, Каратегинская группа районов) и в Юго-Западном Таджикистане (Таджикская депрессия, Гиссарский район). Характеристики этих форм по признакам плода (ореха) – масса, длина, ширина, толщина, толщина скорлупы, доля семени и его извлекаемость из воздушно-сухого ореха даны в отдельной работе [Авдеев, Хуснутдинов,

2010]. Возможность применения к этим географическим выборкам по ореху названных выше критериев обусловлена тем, что, во-первых, распределение признаков совпадает с нормальным (по Гауссу), во-вторых, за столетия культивирования ореха грецкого в Таджикистане происходил взаимообмен ценными формами, тем самым частные районные выборки стали относиться к единой генеральной совокупности. Рассмотрим порядок оценки статистических показателей на примере такого важного признака как масса воздушно-сухого ореха.

В Бадахшане были выделены 12 ценных форм ореха ($n = 12$ шт.), их $M = 11,6$ г, $m = 0,32$ г, $\sigma^2 = 1,21$, $V = 9,5\%$. В Центральном Таджикистане эти показатели были следующими: $n = 26$ шт., $M = 12,0$ г, $m = 0,52$ г, $\sigma^2 = 7,18$, $V = 22,3\%$, в Юго-Западном Таджикистане: $n = 44$ шт., $M = 10,4$ г, $m = 0,35$ г, $\sigma^2 = 5,34$, $V = 22,2\%$.

По существующей схеме (Зайцев, 1984, с. 251–253) сначала оценили различия дисперсий по массе плода:

$$F = \sigma_1^2 / \sigma_2^2,$$

где F – критерий Фишера,

σ_1^2 – дисперсия первого сравниваемого признака (самая большая по величине),

σ_2^2 – дисперсия второго признака (меньшая по величине).

При сопоставлении массы ореха отборных форм из Центрального Таджикистана и Бадахшана получен $F_{\text{факт.}} = 7,18 / 1,21 = 5,93$. Значение же $F_{\text{теор.}} = 4,00$ (при $P = 0,01$). Окончательный вывод: различия дисперсий по данному признаку высокодостоверны ($0,001 < P < 0,01$). Однако если сопоставить по той же формуле орехи из Центрального и Юго-Западного Таджикистана, то получаем $F_{\text{факт.}} = 7,18 / 5,34 = 1,34$, различия дисперсий по массе плода не доказаны ($P > 0,05$), а при сопоставлении форм ореха из Юго-Западного Таджикистана и Бадахшана ($F_{\text{факт.}} = 5,34 / 1,21 = 4,41$) эти различия оказались вновь высокодостоверными ($0,001 < P < 0,01$). Итак, по критерию Фишера достоверно выделяются только местные формы из географически изолированного Бадахшана, они средние по массе плода и с малой изменчивостью по этому признаку (9,5%). Формы же из двух других соседних районов, имея изменчивость 22,2–22,3%, очень близки по своим дисперсиям. Но у них значения M различны, а в этом случае их рекомендуют оценить по критерию Стьюдента (t) [Зайцев, 1984, с. 252]. В результате выполненных расчётов t оказался достоверным на среднем уровне значимости ($0,001 < P < 0,01$).

2.3 Показатели изменчивости значений альтернативных качественных признаков

Альтернативное (или дихотомическое) распределение значений признаков является тем случаем, когда изучаемые варианты распадаются только на два класса (растения с белыми и красными цветками, растения женские и мужские и т.д.). Эти случаи часто встречаются в исследованиях по генетике и селекции растений. Расчёт необходимых показателей ведут по следующим формулам:

$$\sigma = \pm \sqrt[2]{pq};$$

$$m_{p,q} = \pm \sqrt[2]{pq/n};$$

$$V = 200\sigma,$$

где σ – среднее квадратичное отклонение (сигма),

p – частота одного альтернативного признака,

q – частота другого альтернативного признака (частоты выражаются в долях единицы или в процентах),

$m_{p,q}$ – ошибка частоты,

n – объём выборки,

V – коэффициент вариации значений признака.

Рассмотрим это на конкретных данных.

Пример 12. В 1989–1991 гг. была изучена изменчивость признаков цветка у трёх видов миндаля: миндаля обыкновенного на склонах долины Айdere (см. пример 5), миндаля арабского (*Amygdalus arabica Olivier*) на южных склонах Сунт-Хасардагского хребта, в ущелье Шехимдере (оба вида – из Юго-Западного Копетдага), и миндаля туркменского в Центральном Копетдаге (см. пример 6). Среди разнообразных признаков выявлено, что существует полиморфизм по окраске пестика цветка (характерный и для других родов подсемейства сливовых): у части дикорастущих форм окраска пестика зелёная, у другой части – розово-красная. При этом у этих трёх видов соотношение форм по окраске пестика было различным, и эти данные обработаны статистически по вышеуказанным формулам (табл. 12). Расчёты эти несложные, поэтому здесь не приводятся.

Отметим лишь, что данные, приведённые в долях (табл. 12), можно пересчитать на число форм (шт.). Так, для миндаля обыкновенного число форм с розово-красной окраской пестика составляет $0,088 \times 33 = 2,9$ шт., с зелёной окраской $33 - 2,9 = 30,1$ шт.; $m_p = m_q = 0,049 \times 33 = 1,62$ шт. Проверим выполненные выше вычисления: $m_p = \pm \sqrt[2]{30,1 \times 2,9 / 33} = 1,63$ шт. или $m = \pm \sqrt[2]{0,088 \times 0,912 \times 33} = 1,63$ шт.; разница на 0,01 шт. получена

за счёт округления цифр). Тогда в популяции содержится $2,9 \pm 1,6$ форм (особей) с розово-красной окраской пестика и $30,1 \pm 1,6$ форм с зелёной окраской пестика.

Таблица 12 – Статистическая оценка полиморфизма по признаку «окраска пестика цветка» у видов миндаля Копетдага [Авдеев, 1997]

Вид миндаля, число изученных форм (n), шт.	Частоты форм по окраске пестика цветка		Статистические показатели		
	розово-красная (p)	зелёная (q)	σ	m	$V, \%$
Миндаль обыкновенный, 33 формы	0,088	0,912	0,283	0,049	56,7
Миндаль арабский, 40 форм	0,909	0,091	0,288	0,046	57,6
Миндаль туркменский, 38 форм	0,411	0,589	0,492	0,080	98,4

У миндаля арабского число форм с розово-красной окраской пестика содержится $0,909 \times 40 = 36,4$ шт., с зелёной окраской $40 - 36,4 = 3,6$ шт.; $m_p = m_q = 0,046 \times 40 = 1,84$ шт.; число форм с розово-красной окраской составляет $36,4 \pm 1,8$ шт., с зелёной их $3,6 \pm 1,8$ шт.

У миндаля туркменского форм с розово-красной окраской пестика содержится $0,411 \times 38 = 15,6$ шт., с зелёной $38 - 15,6 = 22,4$ шт.; $m_p = m_q = 0,08 \times 38 = 3,04$ шт.; число форм с розово-красной окраской составляет $15,6 \pm 3,0$ шт., с зелёной $22,4 \pm 3,0$ шт.

Зачастую число классов по качественным признакам бывает больше двух. Тогда расчёты рекомендуют вести по тем же формулам [Терентьев, Ростова, 1977; Доспехов, 1985]. В более сложных случаях распределения значений по качественным признакам (Пуассона, биномиальное и др.) расчёты усложняются и даны в литературе [Зайцев, 1984].

Контрольные вопросы

1. Для какого объёма выборки лучше применять ранжированный невзвешенный вариационный ряд? (Ответ: для малой выборки, объёмом 30 и менее единиц вариационного ряда).
2. Что такое медия? (Ответ: медия – это среднее арифметическое всех значений изучаемого признака).
3. Что такое медиана? (Ответ: медиана – это значение признака, которое находится точно в середине ранжированного ряда).
4. Что такое мода? (Ответ: мода – это самое часто встречающееся значение признака).

5. Рассчитывают ли моду (M_o) для малых выборок, если нет, то почему? (Ответ: моду для малых выборок не рассчитывают, ибо каждое значение признака может быть только единственным).

6. Какие показатели изменчивости количественных признаков являются первичными для последующих расчётов? (Ответ: среднее значение признака, его среднее квадратичное отклонение (сигма) и число изученных единиц в выборке).

7. Что такое стандартное отклонение и сигма? (Ответ: это то же самое, что и среднее квадратичное отклонение).

8. Можно ли кратко назвать показатель изменчивости «стандартная ошибка среднего значения» как «ошибка выборки»? (Ответ: да, можно, это одно и то же).

9. Существуют ли в биометрии методы быстрого приблизительного расчёта значений сигмы? (Ответ: да, существуют, для этого используют табличный коэффициент).

10. Существуют ли способы проверить, относится ли минимальное или максимальное значение признака к данному вариационному ряду? (Ответ: да, такие способы в биометрии существуют).

11. Что такое метамерная изменчивость признаков? (Ответ: это изменчивость признаков в пределах одного растения, одного генотипа – кроны, клона).

12. Верно ли, что метамерная изменчивость признаков всегда низкая, много ниже изменчивости между особями с разным генотипом (сорта, формы и т.д.)? (Ответ: нет, не всегда. Чаще она ниже изменчивости разных генотипов, но коэффициент вариации по метамерной изменчивости может достигать 19% (как у индекса листовой пластинки лоха), он низкий (9% и менее) по длине семени и массе 100 семян у облепихи).

13. Верно ли, что относительные размеры органов растений слабо варьируют? (Ответ: нет, например, у культивируемых сортов вишни коэффициент вариации может достигать 24%).

14. Что такое альтернативная изменчивость по признакам? (Ответ: это изменчивость по противоположным и дискретным, имеющим чёткие границы, обычно качественным признакам).

15. Почему в формуле коэффициента вариации по альтернативным признакам сигма умножена на 100? (Ответ: это связано с тем, что коэффициент вариации всегда выражают в процентах. Поэтому числитель формулы умножают на 100%).

Учебные задания

1. В 1977 г. на Юго-Западном Памире в верхнем течении реки Пяндж (верховья Амударьи, близ пос. Ишкашим) была изучена изменчивость при-

знаков плода у дикорастущей облепихи крушиновидной. По массе 100 плодов исследованы 19 местных форм, у которых получены следующие данные (в г): 8,26; 9,20; 11,02; 12,00; 9,82; 9,50; 13,50; 9,80; 13,30; 7,44; 6,15; 10,9; 8,00; 17,10; 7,00; 11,90; 7,12; 9,46; 14,40. Составьте из этих данных ранжированный невзвешенный вариационный ряд. Используя таблицу 1, рассчитайте все пять необходимых статистических показателей, а также определите положение медианы. Есть ли в этом ряду мода?

2. Преобразуйте неранжированный вариационный ряд по массе 100 семян у форм облепихи, представленный в таблице 9, в ранжированный ряд по каждой отборной форме облепихи.

ГЛАВА 3

МАЛОИЗВЕСТНЫЕ И НОВЫЕ МЕТОДЫ В РАЗЛИЧНЫХ ОБЛАСТЯХ БИОЛОГИИ

3.1 Генетика и селекция

В главе 1 уже отмечалось, что принципиальных математических различий между количественными и качественными признаками не существует. Разница заключается в том, что количественные признаки широко варьируют в разных условиях среды (табл. 13–16 и др.), тогда как качественные признаки имеют очень ограниченное число своих вариантов. Генетики в этих случаях говорят, что количественные признаки имеют более широкую норму реакции на условия внешней среды или же имеют несколько вариантов фенотипа, модификаций признака, а качественные признаки формируют обычно 1–3 варианта [Авдеев, 2002, 2006а].

Ещё Г. Мендель, экспериментируя с горохом, установил, что по такому количественному признаку, как высота растений, генетически дискретно (не имея никаких переходов) выделяются особи высокорослые и карликовые. Расщепление в гибридном потомстве происходит в полном соответствии с выявленными законами менделевского моногенного аллельного наследования. После работ Г. Менделя одним из классических опытов по изучению типа наследования у количественных признаков был опыт Е. Иста [East, 1915]. Он изучал у табака-махорки (*Nicotiana rustica* L.) наследование чисто количественного признака – «длины венчика цветка». Для этого Е. Ист скрещивал две инбредные (полученные самоопылением) линии табака, которые чрезвычайно резко и дискретно различались по названному признаку. С тех пор опыты Е. Иста считались классическим примером расщепления растений по данному количественному признаку, в варьирование которого вносит основополагающую долю так называемая негенетическая (экологическая, или паратическая) изменчивость [О. и Д. Солбриги, 1982; Мазер, Джинкс, 1985]. Однако повторный анализ опыта Е. Иста приводит к совершенно иному выводу [Авдеев, 2006а]. Рассмотрим возникшую такую ситуацию подробнее (табл. 13).

Пример 13. Поскольку у родительских линий табака существует чёткое варьирование по длине венчика цветка, то Е. Ист условно разбил его на классовые интервалы в 3 мм, вычислив среднее значение признака и указав число особей у родителей и потомков. В дальнейшем по известным формулам [Терентьев, Ростова, 1977; Зайцев, 1984; см. табл. 13] были проведены расчёты других необходимых биометрических показателей, а ход анализа данных опыта Е. Иста был следующим [Авдеев, 2006а].

По имеющимся формулам [Зайцев, 1984, с. 55–57] установлено, что для табака характерна недостоверная асимметричность в распределении особей по длине венчика цветка ($P > 0,01$) как у самих родителей (P_1 и P_2), так и у их потомков (гибридов, F_1). Преобладает отрицательная асимметрия, а её показатель (As) колеблется от $-0,10$ до $-0,50$. Это говорит о возможном действии среди особей гибридной популяции направленного естественного отбора, сохраняющего, видимо, на стадиях проростка и всхода в основном мелкоцветковые особи.

Характерны также следующие выводы из проведённого анализа. Первое – асимметричность признака у родителей приводит в F_1 к такой же точно асимметричности, а также даёт и квазипромежуточность (гибридность) по признаку. Квазипромежуточное распределение признака в F_1 свидетельствует о неполном доминировании генов, кодирующих крупноцветковость и мелкоцветковость у табака. Второе – несмотря на асимметричность значения V малы, составляя лишь $2,5–4,6\%$ (табл. 13), т.е. распространённое мнение о повышении V в случае асимметрии не подтверждается. Третье – смещение признака к мелкоцветковости в F_1 можно измерить. Для этого, рассчитав среднее взвешенное значение изучаемого признака у обоих родителей [$43,46 \times 125 + 93,22 \times 88 / (125 + 88)$] = $64,02$ мм, вычтем из него такое же значение признака в F_1 (табл. 13), т.е. $64,02 - 63,53 = 0,49$ мм (это смещение, как было уже сказано, вызвано естественным отбором). Четвёртое – поскольку особи в F_1 являются гетерозиготными (гибридами), т.е. интегрированной генетической системой (они ведь квазипромежуточны по признаку), то можно проверить, насколько дисперсия признака у этих гетерозигот ($\sigma^2_{F_1}$) определяется дисперсиями признака у родителей ($\sigma^2_{P_1}$ и $\sigma^2_{P_2}$). Это возможно осуществлять согласно известной в теории вероятностей теореме, что дисперсия суммы независимых случайных величин (т.е. дисперсия родителей) равна сумме дисперсий этих величин (см. [Кудрявцев, Демидович, 1985]). Сделав расчёты из имеющихся данных (табл. 13), получаем, что $3,06 + 5,27 = 8,33$. Сопоставление дисперсии гибридов ($\sigma^2_{F_1} = 8,62$) и расчётной у родителей ($\sigma^2_{P_1, P_2} = 8,33$) показывает, что вклад родителей в варьирование признака у потомков очень велик и составляет почти 100% ($8,33 / 8,62 = 96,6\%$). Другими словами, вопреки сложившемуся представлению, практически полностью в опытах Е. Иста на табаке-махорке наследственность потомков была предопределена только лишь генами родителей, почти без всякого влияния внешней среды. Это означает, в-пятых, что изучаемый количественный признак «длина венчика цветка» кодируется при гибридизации через гаплоидные наборы хромосом родителей как вполне дискретный менделевский признак.

Таблица 13 – Анализ экспериментов на табаке (по: [East, 1915] с исправлениями и дополнениями)

П	Длина венчика (центры отдельных классов признака), мм и число особей в каждом классе, шт.																	Биометрические показатели											
	34	37	40	43	46	49	52	55	58	61	64	67	70	73	76	79	82	85	88	91	94	97	n	M	m	σ^2	σ	V	
P ₁			13	80	32																		125	43,46	0,16	3,06	1,75	4,02	
P ₂																		6	22	49	11			88	93,22	0,24	5,27	2,30	2,47
F ₁							4	10	41	75	40	3											173	63,53	0,22	8,62	2,94	4,63	

Примечание. Здесь и далее приняты обозначения: P₁ и P₂ – пара различных родителей, F₁ – потомки первого поколения (П)

Таблица 14 – Анализ экспериментов на кукурузе (по: [Лобашев и др., 1979] с дополнениями)

П	Длина початка (центры отдельных классов признака), см и число особей в классе, шт.																	Биометрические показатели					
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	n	M	m	σ^2	σ	V
P ₁	4	21	24	8														57	6,63	0,11	0,66	0,82	12,37
P ₂									3	11	12	15	26	15	10	2	2	101	16,80	0,19	3,56	1,89	11,25
F ₁					1	12	12	14	17	9	4							69	12,12	0,18	2,31	1,52	12,54

Таблица 15 – Значения коэффициента повторяемости признаков (*R*) плода в ценопопуляциях боярышника понтийского – *Crataegus pontica* С. Koch (по: [Авдеев, 1988б] с уточнениями)

Название ценопопуляции	Признак плода										Число семян на I плод, шт.
	мм										
	диаметр	высота	длина плодоножки	диаметр чашечки	длина чашелистика	глубина воронки	диаметр воронки	диаметр семенного гнезда			
Гильканская	0,173	0,424	0,308	0,624	0,326	0,300	0,331	0,207			0,159
Новабадская	0,721	0,995	0,142	0,079	0,254	0,724	0,500	0,392			0,145
Рогунская	0,724	0,638	0,116	0,259	0,384	0,563	0,687	0,340			0,329
Кишротская	0,961	0,779	0,124	0,536	0,398	–	–	0,180			0,183

Примечание. Прочерк означает отсутствие расчётов, так как в Кишротской популяции, в отличие от трёх других популяций, распределение по размерам воронки резко отличается от закона Гаусса (нормального закона).

В этой связи есть возможность сравнить эти данные с данными по наследованию признака «длина початка» у кукурузы (*Zea mays L.*). Они получены при скрещиваниях дискретных по признаку мелкопочатковых и крупнопочатковых линий, при этом считается, что данный признак контролирует 3–4 двухаллельных гена (см. [Лобашев и др., 1979]). Анализ таких данных показывает следующее (пример 14; табл. 14).

Таблица 16 – Расчёт коэффициента повторяемости (R) на примере глубины воронки плода (в мм) у боярышника понтийского из Центрального Таджикистана (Гильканская популяция, Гармский район, Каратегинская зона)

Число особей в опыте (шт.), n_1	Повторности (число изученных плодов у особи, шт.), n_i										$\sum V$ (вар.)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1	1,5	1,0	2,0	2,0	1,0	1,5	1,0	1,5	1,5	1,5	14,4
2	1,0	1,5	1,0	1,5	2,0	2,0	2,0	1,0	2,0	1,5	15,5
3	1,0	1,5	2,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	11,5
4	1,5	1,0	1,5	2,0	2,0	1,5	1,5	2,0	1,5	2,0	16,5
5	2,5	1,0	1,5	1,5	1,0	2,0	1,5	1,0	2,0	2,5	16,5
6	2,0	1,5	2,0	1,5	2,0	1,5	1,5	2,0	1,0	1,5	16,5
7	1,5	2,0	1,5	2,0	1,5	2,0	2,5	2,5	2,5	2,0	20,0
8	2,0	1,5	1,0	0,5	1,0	2,0	1,5	1,5	1,5	1,0	13,5
9	1,5	1,0	1,0	1,0	1,0	2,0	1,0	1,0	1,0	1,5	12,0
10	1,5	1,5	1,0	1,5	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	11,5
11	2,0	2,0	2,0	1,5	1,5	1,0	2,0	1,0	1,0	1,0	15,0
12	2,0	1,5	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	3,0	2,0	1,5	20,0
13	1,0	1,5	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,5	1,0	1,0	11,0
14	2,5	2,5	2,0	2,0	1,0	1,0	1,5	1,0	2,0	1,5	17,0
15	1,5	2,0	2,0	1,5	1,0	1,5	1,5	1,5	1,0	1,0	14,5
16	1,0	2,0	2,0	2,0	1,5	1,5	2,0	2,0	2,0	1,5	17,5
17	1,5	2,0	1,5	2,0	1,5	2,0	1,5	1,5	1,0	1,5	16,0
18	1,0	1,0	1,5	1,5	1,5	1,0	1,5	1,5	1,5	1,0	13,0
19	1,0	1,0	2,0	1,5	1,0	1,5	1,5	1,0	1,5	1,0	13,0
20	2,0	3,0	2,0	1,0	1,5	1,0	1,0	2,0	1,5	1,0	16,0
21	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	2,0	1,5	1,0	15,0
22	1,5	1,5	1,5	1,5	1,0	1,5	2,0	1,5	1,5	1,5	15,0
23	2,0	1,5	1,5	1,5	1,0	1,0	1,5	1,0	1,0	1,5	13,5
24	2,0	2,0	2,5	2,0	2,5	2,0	2,0	2,5	1,5	1,5	20,5
25	2,0	2,0	1,5	2,0	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,0	16,0
26	1,0	1,0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	1,0	1,0	1,0	7,5
$\sum P$ (повт.)	41,5	41,5	41,5	39,5	35,0	38,0	39,0	40,0	37,5	35,0	388,5 = $\sum X$

$N = n_1 \times n_2 = 26 \times 10 = 260$. Корректирующий фактор $C = (\sum X)^2 / N = 388,52 / 260 = 580,51$. Общее варьирование $C_y = \sum X^2 - C = (1,52 + 1,02 + \dots + 1,02) - 580,64 = 641,25 - 580,51 = 60,74$. Варьирование вариантов $C_v = \sum V^2 / n - C = (14,42 + 15,52 + \dots + 16,02) - 580,64 = 6024,25 / 10 - 580,64 = 602,42 - 580,51 = 21,92$. Остаточное варьирование $C_z = 60,74 - 21,92 = 38,82$. Число степеней свободы: общее $\gamma_{об.} = 260 - 1 = 259$; $\gamma_{вар.} = 26 - 1 - 25$; $\gamma_{ост.} = 259 - 25 = 234$. Вычисляем $\sigma_y^2 = C_y / \gamma_{об.} = 60,74 / 259 = 0,234$; $\sigma_v^2 = C_v / \gamma_{вар.} = 21,92 / 25 = 0,877$; $\sigma_z^2 = C_z / \gamma_{ост.} = 38,82 / 234 = 0,166$. Тогда $\sigma_e^2 = \sigma_z^2 = 0,166$, а значение $\sigma_g^2 = (\sigma_v^2 - \sigma_z^2) / n_2 = (0,877 - 0,166) / 10 = 0,071$; Отсюда $\sigma_{ph}^2 = \sigma_e^2 + \sigma_g^2 = 0,166 + 0,071 = 0,237$. В результате получаем $R = H^2 = \sigma_g^2 / \sigma_{ph}^2 = 0,071 / 0,237 = 0,300$ (см. порядок расчёта у [Драгавцев, 1969; Доспехов, 1985]).

Пример 14. Установлено, что у крупнопочатковой родительской линии $As = -0,20$ (отрицательная асимметрия), однако у мелкопочатковой линии $As = +0,08$ (положительная асимметрия), т.е. геномы родителей имеют для естественного отбора противоположную (альтернативную) ценность. Гибриды в F_1 образуют популяцию с $As = +0,06$, их селективная ценность совпадает только с одним из родителей. В отличие от табака, у родительских линий и гибридов в F_1 варьирование признака «длина початка» резко повышенное и составляет 11,2–12,5% (табл. 14). Расчётная сумма дисперсий у родителей даёт величину $0,66 + 3,56 = 4,22$, а при квазипротежоточном наследовании признака $\sigma_{F_1}^2 = 2,31$ (табл. 14). Поэтому, в отличие от табака, у кукурузы вклад геномов родителей в их потомков составляет только 54,7%. Известно также, что в F_2 был воспроизведён почти весь спектр изменчивости родителей, но значения V возросли в 2 раза, а дисперсии – в 4 раза, хотя значения M – только на 25% (Авдеев, 2006а). Таким образом, очевидно, что гибридизация селективно альтернативных линий очень резко (в 2 раза) сужает вклад геномов родителей (P_1 и P_2) в потомство (F_1), усиливая при этом участие в изменчивости потомства чисто экологических факторов.

Из этих двух примеров следует, что по количественным признакам можно выделить два типа наследования. Первый – это тип табака-махорки (*Nicotiana rustica*), у которого дисперсия изучаемого признака у потомков в F_1 практически полностью определяется суммой дисперсий признака у родителей. Это означает, что такого типа признаки генетически жёстко дискретны, ведут себя как *стабильные признаки*, не образующие модификаций; они тем самым, в сущности, не отличаются от качественных признаков. Второй – это тип кукурузы (*Zea mays*), у которой дисперсия признака в F_1 составляет лишь около 50% суммарной дисперсии признака у родителей. Такое сужение в генетической изменчивости обусловлено резким изменением экспрессии генов, кодирующих этот признак. Можно полагать, что такое изменение экспрессии связано именно с вовлечением в гибриди-

зацию родительских линий, имеющих противоположную селективную ценность. Такие количественные признаки являются *лабильными признаками*, экологически зависимыми.

В научной литературе по генетике и селекции около полувека назад начали публиковать теоретические обоснования и практические работы по изучению вклада в изменчивость признаков генетических и экологических факторов. На этой основе был выполнен огромный объём научных работ по быстрой оценке количественных признаков исходных материнских генотипов растений без проведения гибридизаций и анализа гибридного потомства. Одним из самых популярных методов был много лет подряд «метод фоновых признаков» [Драгавцев, 1969; Петров, Драгавцев, 1969; Гинзбург, Драгавцев, 1970; Гинзбург, 1984; и мн. др.]. Идея этого метода является подкупающе простой. Дело в том, что в пределах одного растения (например, его кроны) и его вегетативных клонов, если только там нет их органов (плодов и т.п.), изменённых соматическими мутациями, генотип неизменен, т.е. клетки всех этих органов генетически идентичны. Однако всегда наблюдаемая в кроне или клоне изменчивость любых признаков обусловлена лишь действием экологических факторов. Далее нужно было только выявить фоновый экологический признак, быстро реагирующий на условия среды (оводнённость, концентрация клеточного сока листьев, плодов и т.д.), но экологически связанный с признаком, на который направлен селекционный отбор. Поэтому в самых поздних работах всё внимание было уделено поиску таких фоновых признаков [Гинзбург, Драгавцев, 1970; Дишлер, Рашаль, 1973; и др.]. Но вскоре был выявлен целый ряд недостатков популярного метода фоновых признаков [Гинзбург, 1984], хотя и идея о только экологической причине изменчивости всех органов в пределах растения и его клонов является верной.

Позднее все эти и другие недостатки метода фоновых признаков были проанализированы ещё раз [Авдеев, 2006]. Главное, что отмечено, – за подробным математическим описанием таких методов часто теряется биологический смысл (вспомним сказанные выше слова В. Иогансена о «математической лжи»). Приведём для этого конкретные доводы. Первый – ошибочно считать, что на молекулярном уровне существует стабильно закодированное генотипическое значение признака (g), на которое всегда накладывается его дополнительное значение (e), вызванное экологическим варьированием. На самом же деле это варьирование обусловлено тем, что в разных условиях среды при неизменном генотипе по-разному происходит синтез информационной рибонуклеиновой кислоты (иРНК) и белков-ферментов, участвующих в становлении в фенотипе изучаемого нами признака. Второе – само генотипическое значение признака принимается как усреднённая (модальная) реакция фенотипа на

экологические факторы. Получается, что признаки генотипа (g) выводятся из средних же значений признаков фенотипа (ph). В итоге возникает логически порочный круг, нонсенс. Третье – идея подвижного фонового признака, но связанного (коррелированного) с ним стабильного селекционного признака является необоснованной. Ведь такие корреляции возникают за счёт сцепления соответствующих генов в хромосомах. Однако весьма сомнительно, что при быстрой лабильности генов фонового признака не может синхронно не изменяться и селекционный признак. Четвёртое – по методике применения фонового признака клоны разных генотипов (сортов, форм) должны выращиваться в одинаковых условиях путём рендомизации. Однако при рендомизации в условиях полевого опыта разные генотипы вовсе не размещены в равных условиях; одни генотипы растут в оптимальных условиях, другие же – в пессимальных, менее благоприятных, условиях. Ведь понятно, что различные генотипы, особенно генетически отдалённые, нуждаются в разных условиях для их возделывания [Любищев, 1986]. Наконец, пятое – все найденные фоновые признаки применимы лишь к данному селекционному признаку, к локально изучаемой популяции, к совершенно конкретным условиям внешней среды. Фоновый признак, выявленный в одном месте произрастания особей, будет совершенно непригоден для статистического анализа селекционных признаков особей, растущих в других, пусть даже внешне близких, экологических условиях [Петров, 1972; Авдеев, 2006б].

Остановимся теперь на правомерности утверждения, что проводя расчёты по исчислению дисперсий признака, тем самым изучают степень его наследуемости. На самом же деле получаемые из этих расчётов коэффициент наследуемости в широком смысле слова (H^2) или близкий к ему коэффициент повторяемости (R ; табл. 15, см. расчёт в табл. 16) не имеют отношения к наследованию, т.е. к передаче при размножении генетической информации от предка к потомкам. Кроме того, во всей прошлой литературе смешивали понятия «генетического разнообразия» (т.е. различия по генам) и «генотипического разнообразия», т.е. различий между особями. Сами же коэффициенты H^2 и R отражают, по сути дела, степень экологической стабильности (или же, наоборот, широту нормы реакции) изучаемого признака. Эти коэффициенты близки логически и математически к общеизвестному и статистически важному коэффициенту вариации признака [Авдеев, 2006б]. Кроме того, H^2 , рассчитанный для изменчивых признаков в одних условиях внешней среды, может оказаться непригодным для других [Федин и др., 1980]. Расчёты показателей H^2 и R основаны на использовании дисперсий, а формулы следующие:

$$H^2 = \sigma_g^2 / \sigma_{ph}^2, \text{ или } H^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e),$$

где H^2 – коэффициент наследуемости значений признака в широком смысле слова; дисперсии значения признака:

σ_{g}^2 – генотипическая (наследственная, выявляемая между особями, клонами),

σ_e – экологическая, или паратипическая (определяемая внутри кроны одного растения, внутри его клона),

σ_{ph}^2 – фенотипическая (получаемая как суммарная, равная $\sigma_g^2 + \sigma_e$).

Коэффициент $R = H^2_{max}$, т.е. внутри кроны одного и того же растения R представляет собой верхний предел H^2 для значений всегда метамерно повторяющихся признаков растения (размеры и масса цветка, плода, лист, число цветков, плодов на одном репродуктивном элементе и т.д.).

Математически фоновый признак (ФП) должен обладать такими параметрами: достоверным и значительным коэффициентом корреляции (r) с изучаемым селекционным признаком (СП, или x), т.е. $r_{\text{фп-сп}} \rightarrow \text{max}$, сильной зависимостью ФП от условий среды и соответственно слабой его генотипической дисперсией, т.е. $H^2_{\text{фп}} \rightarrow 0$ и $\sigma_{g\text{фп}}^2 \rightarrow 0$ [Драгавцев, 1969]. Но очевидно, что этими параметрами могут обладать сами селекционные и вообще многие другие признаки, а не косвенно связанные с ними ФП. Выше уже сказано, что дисперсия любого признака внутри клона является только экологической, характеризуя тем самым экологическую пестроту места произрастания растений [Петров, Драгавцев, 1969; Авдеев, 2006б]. В этой связи можно сгруппировать данные по изменчивости изучаемых признаков у ряда особей так, чтобы их различия по внутриклоновым дисперсиям (σ_e^2) были бы недостоверны по критерию Фишера ($P > 0,05$). Тогда это будет означать, что такие клоны растут в сходных внешних условиях, а эти различия по дисперсиям не зависят от средних значений изучаемого признака (M), т.е. являются генетически инвариантными по данному признаку [Авдеев, 2006б]. Рассмотрим порядок работы и вытекающие из него данные (табл. 17).

Пример 15. В 1984 г. на юго-востоке горного Таджикистана в клоновой коллекции облепихи, состоящей из 70 географических сортов и форм, был изучен ряд признаков для 25 сортов и форм [Авдеев, 1985]. Для расчёта данных по оводнённости мякоти плода были проанализированы статистические показатели для группы из 23 сортов и форм, исключив два других культивара, имеющих крайнюю степень варьирования этого изучаемого признака ($\sigma_e^2 = 29,99$ и $\sigma_e^2 = 0,38$). Остальные же группы, состоящие из 11–18 культиваров (по оводнённости мякоти плода, высоте и максимальному диаметру кроны растения), создавали по принципу наибольшей близости их внутриклоновых дисперсий. Из данных таблицы 17 видно, что самые недостоверные различия между дисперсиями ($P > 0,05$) получаются при группировке ряда клонов в числе от 11 шт. (по высоте растения) до 18 шт. (оводнённости мякоти

плода). Эти выбранные клоны произрастают в полностью сходных условиях. В группах, содержащих по 11 и 23 других клонов (по оводнённости мякоти плода), различия наименее достоверные ($0,01 < P < 0,05$), а следовательно, клоны эти растут уже в менее сходных условиях. Исключённые два клона росли в резко различных экологических условиях и поэтому не могли быть проанализированы. Такой методологический подход позволяет подбирать и изучать по разным признакам генотипы растений, находящиеся в условиях искусственной нерендомизированной коллекции [Авдеев, 2006б].

Таблица 17 – Варьирование признаков в коллекции облепихи крушиновидной

Изучаемый признак (x)	Число сортов, форм, шт.	Лимит статистического экологического показателя в группе				H^2
		M_e	σ_e^2	σ_e	V_e	
Оводнённость мякоти плода, %**	23	73,28–89,54	0,60–13,78	0,78–3,71	0,89–4,36	0,66
Оводнённость мякоти плода, %**	11	82,06–85,71	0,64–13,78	0,80–3,71	0,98–4,36	0,06
Оводнённость мякоти плода, %*	18	75,28–89,54	0,60–11,69	0,78–3,42	0,89–4,36	0,64
Высота растения, м*	12	1,34–3,98	0,05–0,48	0,24–0,54	12,27–25,42	0,80
Высота растения, м*	11	1,30–3,15	0,01–0,05	0,11–0,22	3,56–13,52	0,93
Максимальный диаметр кроны, м*	14	1,02–1,90	0,01–0,08	0,10–0,28	5,40–27,40	0,58
Максимальный диаметр кроны, м*	12	1,29–2,48	0,10–0,74	0,31–0,86	19,55–44,02	0,27

Примечание. Уровни значимости: * $P > 0,05$; ** $0,01 < P < 0,05$.

Из данных таблицы 17 можно сделать ряд следующих выводов. Первое – не всегда, как это считалось, признак «оводнённость органа» имеет $H^2 \rightarrow 0$, этот показатель может изменяться от 0,06 до 0,66. Второе – значения σ_e^2 у признаков «оводнённость мякоти плода, высота растений» достоверно не связаны ($P > 0,05$) расчётным коэффициентом корреляции (r) с величиной M_e , т.е. внутриклоновая дисперсия признака определяется

лишь условиями среды. Третье – при снижении значений σ_e^2 , т.е. при выравнивании условий среды внутри разных клонов, растут и значения H^2 каждого признака, что позволяет без рендомизации найти статистически достоверно отличающиеся (уникальные) генотипы.

Важно отметить, что низкие значения $H^2 \rightarrow 0$ существуют и по другим признакам. Так, значения коэффициента повторяемости (R), равные, как известно [Драгавцев, 1969], максимальному значению H^2 (т.е. $R = H_{max}^2$), составляют, по нашим данным, величины от 0,08 (у диаметра чашечки плода) до 0,12 (у длины плодоножки) и до 0,18 (у диаметра плода, числа семян в плоде, диаметра семенного гнезда) для ряда природных популяций боярышника понтийского – *Crataegus pontica* C. Koch (табл. 15). Их низкие значения говорят о том, что эти пять названных признаков – экологически нестабильны, имеют широкую норму реакции. Было установлено, что они имеют генотипическую дисперсию, близкую к нулю (т.е. $\sigma_g^2 \rightarrow 0$). Но они вовсе не являются физиологически подвижными, как фоновые признаки, а часто связаны с другими признаками плода биологически важными и математически достоверными корреляциями. Поэтому они никак не могут лабильно меняться без изменения других, связанных с ними, признаков и неэффективны, конечно же, в качестве фоновых признаков [Авдеев, 1988б, 2006б]. Очевидно, что таким же псевдофоновым является признак «число бобов», который выявили В. Я. Дишлер, И. Д. Рошаль [1973] в опытах на горохе (*Pisum sativum* L.). Всё сказанное есть дополнительные аргументы, к приведённым выше пяти, против использования в генетике и селекции так называемых фоновых признаков; непригодны они и при изучении генетической структуры популяций у растений.

3.2 Биосистематика

Под биосистематикой в настоящее время понимают синтетическую науку, которая изучает таксономическую и популяционную структуру видов живых организмов, их происхождение, морфолого-географическую, экологическую, генетическую дифференциацию и эволюцию [Тахтаджян, 1970]. Известно, что любой вид представляет собой сложную систему низших таксонов – подвидов, популяций и субпопуляций. Важнейшим критерием вида является его генетическая (репродуктивная) изоляция от других видов, но виды могут отличаться по целому ряду признаков. По разным признакам различаются соответственно и низшие таксоны вида – носители генофонда данного вида [Скворцов, 1971; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Алтухов, 1983; и др.]. Проблемы изучения состава вида растений по качественным и количественным признакам, в т.ч. его низших таксонов, рассмотрены в специальной статье [Авдеев, 2004].

Ещё 95 лет назад, со времён работ Н. И. Вавилова [1967], стало известно, что признаки, характерные для вида, делятся на две категории – таксономические (или радикалы) и варьирующие признаки. У родственных таксонов растений последняя категория признаков образует сходный ряд изменчивости («закон гомологических рядов у растений Н. И. Вавилова»), поэтому их применение в систематике вызывает затруднения. Но практика показывает, что варьирующие признаки можно использовать, обработав их значения с помощью математико-статистических методов. Так, более 50 лет назад возникла так называемая нумерическая таксономия [Sokal, Sneath, 1963], или количественная систематика [Шаталкин, 1988].

Для количественных признаков А. А. Любищев [1959, 1982] предложил коэффициент дискриминации, или дивергенции (K или D), как критерий ценности признаков в систематике. Его структура следующая:

$$K = (M_1 - M_2)^2 / (\sigma_1^2 + \sigma_2^2),$$

где M_1 и M_2 – средние значения двух изучаемых признаков,

σ_1^2 и σ_2^2 – соответственно их дисперсии.

Критерий K не зависит от числа единиц (особей, их органов и т.д.) в частной выборке и математически строже известного критерия Стьюдента. Если вариационные ряды двух признаков достоверно различаются, т.е. не образуют трансгрессии, то $K \geq 18$, а уровень значимости $P \leq 0,001$, при $K \geq 11$ он составляет $P \leq 0,01$, при $P = 0,05$ критерий K находится уже между значениями 5 и 6 [Любищев, 1959], а точнее составляет 5,4. Взаимосвязь показателей K и P представлена в таблице 18.

Таблица 18 – Соотношение между коэффициентом дискриминации (K), вероятностью ошибочных определений (P) и относительным числом ($ОЧ$) ошибочных определений к общему числу испытаний (по: [Любищев, 1979], с исправлениями и сокращениями)

K	P	$ОЧ$	K	P	$ОЧ$
0,0	0,500	1 : 2,0	7,0	0,030	1 : 33,0
0,2	0,370	1 : 2,7	8,0	0,023	1 : 44,0
0,5	0,333	1 : 3,0	9,0	0,017	1 : 59,0
1,0	0,250	1 : 4,0	10,0	0,013	1 : 76,0
2,0	0,167	1 : 6,0	11,0	0,010	1 : 104,0
3,0	0,111	1 : 9,0	12,0	0,007	1 : 139,0
4,0	0,077	1 : 13,0	14,0	0,004	1 : 244,0
5,0	0,056	1 : 18,0	16,0	0,002	1 : 416,0
6,0	0,042	1 : 24,0	18,0	0,001	1 : 740,0

Исходя из представлений А.К. Скворцова [1971] об уровнях низших видовых таксонов, было предложено использовать критерий K следующим образом [Авдеев, 2004]. Если $K \geq 18$, то изучаемые популяции дискретны по признаку (т.е. не имеют пересекающихся его значений) и могут быть выделены в отдельные виды. Но при этом нужно, чтобы эти виды имели, кроме того, уникальные дискретные качественные признаки (радикалы). Если же $11 < K < 18$ (т.е. $P < 0,01$), то выделяются мегапопуляции (очень крупные популяции, они же – подвиды), при $9 < K < 11$ можно выделить макропопуляции (крупные популяции), а при $5 < K < 9$ (т.е. $P < 0,05$) различия по признаку находятся на уровне лишь только микропопуляций (мелких популяций). В остальных же случаях популяционные различия по признаку являются недоказанными ($P > 0,05$). При изучении изменчивости различных количественных признаков обычно наблюдают в изучаемых популяциях все три внутривидовых таксономических уровня, при этом их проявление не зависит от степени удалённости популяций друг от друга. Рассмотрим эти случаи на конкретных примерах.

Пример 16. В 1979–1981 гг. в Таджикистане была изучена изменчивость популяций миндаля бухарского (*Amygdalus bucharica* Korsh.) по признакам плода [Авдеев, 1991, 1997]. У двух популяций в Центральном (Каратегинский хребет) и Южном Таджикистане (хребет Тереклитау) обнаружены достоверные различия выборочных средних (M) по такому признаку, как «высота брюшного шва у косточки». По данному признаку в первой популяции $M = 2,43 \pm 0,06$ мм, $V = 13,6\%$, $\sigma = 0,33$ мм, во второй $M = 1,02 \pm 0,06$ мм, $V = 17,6\%$, $\sigma = 0,18$ мм. Отсюда $K = (2,43 - 1,02)^2 / (0,332^2 + 0,182^2) = 14,1$. По таблице 18 находим, что $P = 0,004$, т.е. различия по этому признаку находятся на уровне мегапопуляций. Учитывая, что в популяции из Каратегинского хребта 63% особей имеют оржавлено-коричневую (а не обычную коричневую с разными оттенками) окраску косточки [Авдеев, 1991], можно заключить, что в этой популяции тренд эволюции направлен на формирование из неё особого подвида. Расстояние между этими популяциями составляет 150 км, но они резко изолированы горными хребтами. В Южном Таджикистане дифференциация популяций выражена даже в соседних ущельях. Так, кроме популяции из хребта Тереклитау, в соседнем Припанджском Каратау по тому же признаку получены следующие значения: $M = 2,35 \pm 0,07$ мм, $V = 17,4\%$, $\sigma = 0,41$ мм. В этом случае $K = (2,35 - 1,02)^2 / (0,412^2 + 0,182^2) = 8,8$ ($P = 0,016$), т.е. здесь различия меньше и достигают микропопуляционного ранга [Авдеев, 1997]. Расстояние между этими южными популяциями не превышает 10 км, но они изолированы между собой низкими складками гор.

Существуют достоверные различия по сырой массе косточки между популяциями этого вида миндаля, растущих на северных склонах хреб-

та Сурхо в Центральном Таджикистане и в хребте Тереклигау. Так, ранее [Авдеев, 1997] были сопоставлены данные по популяции из Сурхо, растущей на северном склоне ущелья Чукурак ($M = 1,34 \pm 0,03$ г, $V = 16,4\%$, $\sigma = 0,22$ г) и выше приведёнными сведениями по хребту Тереклигау. Расчёты показывают, что $K = 8,2$ ($P = 0,02$), различия являются также макропопуляционными. Если оценить различия между особями этого же вида миндаля, растущими в ущелье Чекурак, но на северном склоне (где особи более мелкосемянные) и на южном склоне, то $K = 0,2$ ($P = 0,05$); т.е. эти различия недоказаны). По длине же листовой пластинки наиболее существенные различия установлены между особями миндаля бухарского из Тереклигау и Северо-Западного Памира, тогда $K = 5,7$ при $P = 0,05$, в остальных случаях, как по размеру пластинки листа, так и по высоте растений, размерам частей цветка, $K < 1,3$ при $P > 0,02$ [Авдеев, 1997].

Существуют виды растений, у которых при огромном ареале почти нет существенных различий популяций по многим признакам. К их числу в Евразии относится и облепиха крушиновидная (*Hippophae rhamnoides* L.), у которой, руководствуясь целым набором вегетативных и генеративных признаков, разными авторами выделяют до девяти подвидов [Трофимов, 1976]. В своё время, используя все имеющиеся данные по изменчивости этих признаков, были исчислены значения K [Авдеев, 1983б].

Пример 17. Поскольку в данных литературы на основе изучения многочисленных особей подвидов облепихи крушиновидной чаще приведены только пределы варьирования (лимиты) значений признаков, то величину M , если она не указана, вычисляют путём усреднения этих значений, а σ – приближённым путём с учётом специального коэффициента h [Зайцев, 1984, с. 33–34; см. пример 2]. Для облепихи, учитывая множество изученных за многие годы особей, был принят $h = 7,0$. В результате, зная M двух сравниваемых попарно подвидов, рассчитав их значения σ^2 , появляется, как и у миндаля, возможность исчислить значения K . Так, для подвида облепиха приречная [*Hippophae rhamnoides* ssp. *fluviatilis* van Soest] масса 1000 семян изменяется от 7 до 16 г, тогда $M = (16,0 + 7,0) / 2 = 11,5$ г, $\sigma = (16,0 - 7,0) / 7,0 = 1,28$ г. Для подвида облепиха туркестанская (*Hippophae rhamnoides* ssp. *turkestanica* Rousi) изменчивость массы семян составляет 3,0–12,0 г, известно $M = 7,0$ г, а $\sigma = (12,0 - 3,0) / 7,0 = 1,28$ г. Тогда $K = (11,5 - 7,0)^2 / (1,28^2 + 1,28^2) = 6,2$ (различия между подвидами по массе семян микропопуляционные). Из таблицы 18 можно вычислить, что в этом случае $P = 0,04$, т.е. различия достоверны ($0,01 < P < 0,05$).

Проведя таким путём сопоставления между собой разных видов, установлено, что по вегетативным органам значения K колеблются от 0 (по всем параметрам) до 4,9 (ширина листовой пластинки), 5,6 (индекс пластинки) и 6,6 (ширина пластинки и её индекс). Таким образом, только в ряде случа-

ев различия между подвидами могут трактоваться лишь как микропопуляционные. Существенные различия получены только при сравнении высококорослой облепихи иволистной (*Hippophae salicifolia* D. Don) из Гималаев и наиболее карликовой облепихи тибетской (*Hippophae tibetana* Schlecht.). Но даже и в этом случае K не превышает значения 6,2 по высоте растений (давая микропопуляционные различия), а $K=18$ (т.е. видовые различия; $P=0,001$) получен только по длине и ширине листовой пластинки. Близкая ситуация наблюдается при учёте признаков плода. По массе, размерам плода, длине плодоножки K колеблется от 0 (по всем параметрам плода) до 3,9 (диаметр плода), а по массе, размерам семян K изменяется от 0 (по всем параметрам семени) и по массе семени до 11,8 (мегапопуляционные различия; $P=0,006$) и до 16,2 (мегапопуляционные различия; $P=0,002$). На уровне мегапопуляций выделяются подвиды из Средней и Восточной Азии, от них резко отличаются подвиды северных частей Евразии (Европа, Сибирь), а подвиды же облепихи из Кавказа, Центральной Азии имеют промежуточное положение [Авдеев, 1983б]. Из примера 1 следует, что между популяциями облепихи крушиновидной из Северо-Западного и Юго-Западного Памира по средней массе плода отмечены двукратные различия, но $K=3,5$ ($P=0,094$), т.е. эти различия не являются даже микропопуляционными. Если оценить различия средних значений этих популяций по критерию Стьюдента, то получаем различия средних значений достоверными на третьем уровне значимости ($P < 0,001$), т.е. критерий K намного строже широко принятого критерия Стьюдента (t).

Конечно, если рассчитывать K для различных признаков, то он будет сильно различаться. Вывод же о степени дифференциации, разделения (другими словами, дискриминации) разных таксонов нужно делать только по тем отдельным признакам, которые показывают максимальные значения K .

Обычно ботаники изучают целые группы признаков, сопоставляя по ним таксоны (популяции, подвиды, виды и т.д.). Для этой цели около 50 лет назад предложен так называемый таксономический анализ с расчётом таксономического отношения t_{xy} [Смирнов, 1969]. Он был весьма хорошо воспринят биологами и математиками [Шмидт, 1962, 1970; Зайцев, 1984]. Первоначально этот анализ применялся для качественных признаков, затем его рекомендовали использовать и для количественных признаков. Аппарат метода несложен, но расчёты более трудоёмкие, чем критерия K . При таксономическом анализе самое большое значение придаётся редким (оригинальным) признакам и суть его состоит в следующем.

Пример 18. Данный таксон (вид, подвид и т.п.), разбитый на более мелкие таксоны, изучают по ряду качественных и количественных признаков. Но чтобы придать последним бимодальный характер (по типу «много – мало, большой – маленький»), для изучаемого таксона по всем признакам

выводят M , которое служит пограничным значением, разбивая всю изменчивость таксона на два модальных класса [Шмидт, 1962]. Значения любого мелкого таксона, которые больше пограничного M , обозначают заглавными буквами латинского алфавита, а те, которые меньше M , соответственно, малыми буквами (например, A и a). Если, например, вид включает 9 подвидов (как у облепихи; см. выше), а по высоте растений 5 подвидов имеют своё M , большее пограничного M , то пишется такое тождество: $5A + 4a = 9$ и т.д. по всем признакам. Если признаков 15, то и тождеств будет 15. Затем по каждому тождеству ведут расчёт веса признака (W), при этом более редкому из двух значений признака придаётся и больший вес. В данном случае по высоте растений получают два веса: $W_A = 4/5 = 0,80$ и $W_a = 5/4 = 1,25$ и т.д. Изучая 15 признаков, в т.ч. 3 качественных, получают 30 типов веса признаков (см. прил. 2). Затем чтобы сопоставить между собой, например, 9 подвидов облепихи, составляют весовые формулы для каждого подвида, их будет всего 9. Например, у облепихи приречной такая формула, имеющая 15 признаков, выглядит так: $abcDefGHiklMnop$, а для облепихи туркестанской: $AbcDefgHiKlmNOP$. Затем на основе этих формул рассчитывают средний вес признаков (W_{cp}) обоих сопоставляемых подвидов, при этом если веса противоположны у таких подвидов (например, A и a), то в формуле ставят значение «-1». В итоге, исходя из представленных выше двух формул, $W_{cp} = (-1+0,80+3,50+0,80+0,50+0,80-1+0,80-1-1+1,25-1-1-1-1) / 15 = +0,03$. Исчисленный средний вес признаков (W_{cp} , он же и критерий t_p) отражает степень общности, близости по признакам сопоставляемых таксонов. Как видим, облепиха приречная (из Западной Европы) почти не имеет общего с облепихой туркестанской, растущей в горах Средней Азии и Южного Казахстана. Также для каждого подвида рассчитывают на основе формулы и веса его признаков значение таксономического отношения самого к себе (t_{ff} и t_{ii}). Для облепихи приречной $t_{ff} = 0,995$, а для облепихи туркестанской он вдвое выше, $t_{ii} = 1,950$. Это означает, что оригинальность последнего подвида в 2 раза выше, чем оригинальность облепихи приречной. Оригинальность, как сказано выше, связана с накоплением в генофонде редких признаков (высокорослость, плакучесть ветвей и др.). При расчёте t_p учитывали 12 количественных признаков (высота растения, размеры и индекс листовой пластинки, масса и размеры плода, длина плодоножки, масса семян, размеры семени) и 3 качественных признака (плакучесть ветвей, окраска опушения листьев и побегов, уплощённость семян). Это позволило установить, что самой оригинальной является облепиха туркестанская, а в 2,5 раза менее оригинальной является облепиха кавказская. Причём подвиды облепихи из Высокой Азии (горы Средней и Восточной Азии, Кавказа и Закавказья) образуют обособленную группу таксонов, имея все отрицательные значения таксономического отношения [Авдеев, 19836].

Г. Н. Зайцев [1984, с. 336] рекомендует при сравнении отдельных таксонов (подвидов, видов и т.д.) вычисленные между двумя таксонами значения t_{xy} нормировать, чтобы их можно было сопоставить между собой. Это особенно важно, если сопоставляются разные рода растений. Формула для этой цели выглядит следующим образом:

$$T_{xy} = 2(t_{xy} + 1) / s,$$

где T_{xy} – нормированное таксономическое отношение между двумя таксонами,

t_{xy} – их таксономическое отношение до нормирования,

s – число таксонов.

В нашем примере $T_{xy} = 2(+0,03 + 1) / 9 = 0,23$.

В последние 50–60 лет в ботанику внедряются методы молекулярной биологии. Для дискриминации таксонов, их практического изучения часто применяют метод белковых маркёров, состоящий в электрофоретическом анализе запасных белков семян высших растений [Авдеев, 1997; Конарев, 1998; и мн. др.]. На полученных электрофореграммах разные виды, сорта и т.п. представлены полипептидными компонентами разной интенсивности и сложности. Во многих случаях появляется необходимость эти различия оценивать статистически. Поскольку на электрофореграммах есть общие и только им присущие (уникальные) компоненты, то для оценки сходства и различий таксонов по электрофореграммам наиболее применимы методы, используемые во флористике. В этой связи В.Г. Конарев с соавторами [1993] в качестве перспективного называет расчёт коэффициента подобия Жаккара ($KП$), для различения сортов, форм – метод хи-квадрат. Кроме этого коэффициента во флористике весьма перспективен коэффициент сходства Чекановского ($KЧ$), который позволяет оценить достоверность различий таксонов живых организмов с помощью широко известного критерия Фишера [Зайцев, 1984]. Рассчитать $KЧ$ можно по общеизвестной формуле:

$$KЧ = 2c / (a + b),$$

где c – число общих компонентов на сравниваемых электрофореграммах двух таксонов,

a – число компонентов изучаемого таксона на одной из электрофореграмм,

b – число компонентов на электрофореграмме другого таксона.

Классической формулой $KП$ Жаккара является следующее:

$$KП = c / (a + b - c),$$

где обозначения те же, что и в предыдущей формуле.

Однако В. Г. Конарев с соавторами [1993] по зарубежным работам приводит более сложную формулу:

$$KPI = m / (m + i + k + j),$$

где m – число пар компонентов на обеих электрофореграммах, имеющих одинаковую подвижность («адрес») и яркость (плотность),

i – компоненты, присущие электрофореграмме только одного таксона (т.е. уникальные компоненты, без учёта их яркости),

k – уникальные компоненты электрофореграммы другого таксона (без учёта яркости),

j – компоненты обеих электрофореграмм, имеющие одинаковый «адрес», однако разную яркость.

Используя данные по электрофоретическому изучению запасных белков семян магалевки – *Padellus mahaleb* (L.) Vass. [Авдеев, 2014б], проведём расчёты по этим формулам.

Пример 19. У этого растения, произрастающего в Центральном Копетдаге (юг Туркменистана), на электрофореграммах выявлены 53 компонента, в Западном Тянь-Шане (юг Кыргызстана) – 59 компонентов. Общих компонентов у них обнаружено 40 шт. По формуле $KЧ = 2 \times 40 / (53 + 59) = 0,71$. Теперь рассчитаем долю общих компонентов на обеих электрофореграммах. Тогда в Центральном Копетдаге $p_{\kappa} = 40 / 53 = 0,75$, в Тянь-Шане же имеем $p_{\text{ш}} = 40 / 59 = 0,68$. Исчислим необходимый критерий Фишера [Зайцев, 1984, с. 341], получаем $F_{\text{факт.}} = (0,75 - 0,68)^2 / (1 / 53 + 1 / 59) \times (1 - 0,71) \times 0,71 = 0,66$. Поскольку при числе степеней свободы ($\gamma_1 = 1$ и $\gamma_2 = 112 - 2 = 110$) получаем $F_{\text{теор.}} = 3,92$, тогда $0,66 < 3,92$ при $P = 0,05$. Приходим к выводу, что различия полипептидных спектров магалевки из Центрального Копетдага и Западного Тянь-Шаня статистически недоказаны, т.е. эти спектры сходны ($P > 0,05$).

Проведём теперь расчёты по классической формуле коэффициента Жаккара [Зайцев, 1984]. $KPI = 40 / (53 + 59 - 40) = 0,56$. Если вести расчёт по В. Г. Конареву [1998], то получаем, что в разных географических популяциях магалевки на электрофореграммах содержится однотипных по «адресу» и яркости только 28 общих компонентов, разных по яркости – лишь 12 компонентов (в сумме они дают те же 40 компонентов). Кроме того, в Центральном Копетдаге на электрофореграммах найдены 15, в Западном Тянь-Шане – 18 уникальных компонентов [Авдеев, 2014б]. Отсюда $KPI = 28 / (28 + 15 + 18 + 12) = 0,38$. Эти две формулы заметно (в среднем на 40%) снижают сходство спектров электрофореграмм, но можно полагать, что не отменяют нулевую гипотезу, а она заключается в том, что статистически различий между географическими типами спектров магалевки не существует.

Приведённые выше формулы, особенно критерий сходства $KЧ$, можно применять и в других исследованиях по электрофорезу запасных белков семян. В наших работах, начиная с 2011 г., выявлена экологическая изменчивость по годам электрофоретических спектров одних и тех же видов и сортов злаков, а до этого времени – такая же изменчивость на формах абрикоса. Кроме того, на злаках была установлена та же, вполне ожидаемая, географическая изменчивость спектров [Авдеев и др., 2013; Авдеев, Саудабаева, 2014; и др.]. Для оценки этих различий приведём ряд характерных примеров.

Пример 20. Среди ряда сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum L.*), ячменя обыкновенного (*Hordeum vulgare L.*) изучены полипептидные спектры ячменя сорта Анна в 2011 и 2013 гг. [Авдеев и др., 2013]. В 2011 г. в одном из типовых спектров (а всего их было два) содержались 12 компонентов проламинов семян, а в 2013 г. – 13 компонентов, но общие компоненты различались по своей интенсивности. Для расчётов применим формулу $KЧ$ и более сложную формулу КП.

$KЧ = 2 \times 10 / (12 + 13) = 0,80$. Доля общих компонентов в 2011 г. составила $p_{2011} = 10 / 12 = 0,83$, в 2013 г. она была $p_{2013} = 10 / 13 = 0,77$. Отсюда $F_{\text{факт}} = (0,83 - 0,77)^2 / (1 / 12 + 1 / 13) \times (1 - 0,80) \times 0,80 = 0,47$. При табличных степенях свободы ($\gamma_1 = 1$ и $\gamma_2 = 12 + 13 - 2 = 23$) получаем, что $F_{\text{теор}} = 4,28$. Таким образом, различия белковых спектров сорта Анна по годам не доказаны ($P > 0,05$).

$KП = 6 / (6 + 1 + 2 + 5) = 6 / 14 = 0,43$. Как видим, в случае расчёта КП сходство электрофореграмм падает почти вдвое (0,43 против 0,80; разница на 86%), но это может не давать достоверности их погодичных различий.

Пример 21. На территории г. Оренбурга в одной и той же местной популяции дикорастущего мортука пшеничного [*Eremopyrum triticeum (Gaertn.) Nevski*] в 2013 и 2014 гг. обнаружены различия в полипептидных спектрах. В 2013 г. на электрофореграммах было 15 компонентов, а в 2014 г. – 22 компонента, при этом многие из них по годам различались своей интенсивностью.

Тогда $KЧ = 2 \times 15 / (15 + 22) = 0,81$; $p_{2013} = 15 / 15 = 1,00$; $p_{2014} = 15 / 22 = 0,68$; $F_{\text{факт}} = (1,00 - 0,68)^2 / (1/15 + 1/22) \times (1 - 0,81) \times 0,81 = 1,68$. Однако $F_{\text{теор}} = 4,12$, поэтому различия по годам не доказаны ($P > 0,05$), хотя по числу компонентов различия составляют почти 1,5 раза.

$KП = 1 / (1 + 0 + 7 + 14) = 0,04$, т.е. сходство электрофореграмм по этой формуле упало более чем в 20 раз. Другими словами, при подробном учёте всех различий по «адресу» и яркости компонентов по годам идёт резкая смена состава компонентов; в более прохладный 2014 г. их число резко нарастает [Авдеев, Саудабаева, 2014].

Пример 22. В те же годы аналогичные исследования проведены в г. Оренбурге и на южном побережье Крыма, близ пос. Гурзуф на дикорастущих видах злаков: костре растопыренном – *Bromus squarrosus L.*

и неравноцветнике кровельном – *Anisantha tectorum* (L.) Nevski [Авдеев, Саудабаева, 2014]. Наибольшие географические различия по спектрам получены на костре растопыренном. Их оценка дана ниже.

$KЧ = 2 \times 24 / (24 + 24) = 1,00$. Легко показать, что в этом случае $F_{\text{факт.}} = 0$, так как в числителе этого критерия получаем ноль ($P > 0,05$).

$KП = 5 / (5 + 0 + 0 + 19) = 0,21$. Разница в критериях почти в 5 раз.

Анализ всех этих данных показывает, что ближе к истине всё же усложнённый критерий $KП$, ибо в «число общих компонентов» не должны входить компоненты, различающиеся на электрофореграммах по яркости. Тогда показатель $KЧ$ значительно снизится, но это не окажет влияния на конечный вывод. Покажем это, используя уже ранее приведённый случай.

Пример 23. По сорту ячменя Анна при таком расчёте получаем следующую. $KЧ = 2 \times 6 / (12 + 13) = 0,48$; $F_{\text{факт.}} = 0,04$ при $P > 0,05$. Хотя и новое значение $KЧ$ в 1,7 раза меньше ранее вычисленного (0,80), вывод о том, что различия по годам электрофореграмм ячменя Анна остались недоказанными, сохраняется.

Общий вывод тот, что при статистическом анализе различий или сходства спектров на электрофореграммах вполне приемлем коэффициент Чекановского ($KЧ$), но в число общих компонентов (c) нужно включать только те из них, которые не различаются не только по их положению («адресу») на электрофореграмме, но и по их яркости (плотности), т.е. действительно различны во всём.

При оценке сходства и различий в распределении признаков давно используется критерий К. Пирсона, часто называемый методом хи-квадрат (χ^2). В.Г. Конарев [1998] считает его ценным при сопоставлении сортов, форм по электрофореграммам. Но больше всего этот метод используется при сопоставлении эмпирических (фактических) и теоретических рядов распределения признака. Конструкция критерия Пирсона очень простая [Терентьев, Ростова, 1977]:

$$\chi^2 = 1 / n_1 n_2 \sum (n_2 f_1 - n_1 f_2)^2 / (f_1 + f_2),$$

где n_1 и n_2 есть число изучаемых объектов в сравниваемых двух выборках; $f_1 + f_2$ означают их соответствующие частоты.

При $n_1 = n_2$ формула такова:

$$\chi^2 = \sum (f_1 - f_2)^2 / (f_1 + f_2).$$

По этой формуле в генетике и селекции всегда оценивают характер расщепления гибридов по признакам [Зайцев, 1984; и мн. др.]. Однако, как показывает практика, при этом возникают ошибки, связанные с расчётами или неправильным применением формулы. В качестве примера подробно рассмотрим расчёты по расщеплению качественных признаков плода у айвы обыкновенной (*Cydonia oblonga* Mill.), представленные в таблицах 19 и 20.

Таблица 19 – Расщепление по форме плода у гибридов айвы обыкновенной (по: [Щеглов и др., 1979] с исправлениями)

№ п/п	Тип скрещивания по форме плода	Модель расщепления по признаку	Расщепление по форме плода, данное авторами [Щеглов и др., 1979], шт.				χ^2 авторов: ошибочное (верное)	Теоретическое распределение (верное после перерасчёта), шт.		
			эмпирическое		теоретическое			яблоковидная форма, шт.	грушевидная форма, шт.	χ^2_{05}
			яблоковидная	грушевидная	яблоковидная	грушевидная				
1	яблоковидная × яблоковидная	15 : 1	87	3	84,0	5,6	84,38	5,62	1,30	
2	яблоковидная × яблоковидная	7 : 1	68	8	61,6	8,8	66,50	9,50	0,27	
3	яблоковидная × яблоковидная	1 : 0	38	0	38,0	0,0	38,00	0,00	0,00	
4	яблоковидная × грушевидная	1 : 1	22	15	18,5	18,5	18,50	18,50	1,32	
5	яблоковидная × грушевидная	3 : 1	62	27	66,5	22,6	66,75	22,25	1,13	

Таблица 20 – Распределение по рельефу плода у гибридов айвы обыкновенной (по: [Щеглов и др., 1979] с исправлениями)

№ п/п	Тип скрещивания по рельефу плода	Модель расщепления по признаку	Распределение по рельефу плода, данное авторами [Щеглов и др., 1979], шт.						χ^2_{05} авторов: ошибочное (верное)	Теоретическое распределение (верное после перерасчёта), шт.			
			эмпирическое		теоретическое		гладкий	слабо-ребристый		гладкий	слабо-ребристый	гладкий	слабо-ребристый
гладкий	слабо-ребристый	ребристый	гладкий	слабо-ребристый	ребристый	гладкий			слабо-ребристый				
1	гладкий × гладкий	9 : 3 : 4	71	19	31	67,5	22,5	30,0	0,62 (0,76)	68,06	22,69	30,25	0,76
2	гладкий × слабореб.	3 : 3 : 2	26	26	27	29,4	29,4	19,6	3,10 (3,58)	29,62	29,62	19,76	3,54
3	гладкий × ребрист.	3 : 1 : 4	26	13	30	25,8	8,6	34,4	3,20 (2,82)	25,88	8,62	34,50	2,81
4	ребр. × слаборебр.	1 : 1 : 2	7	13	17	9,2	9,2	18,4	1,10 (2,20)	9,25	9,25	18,50	2,19
5	слаборебри-стый × слаборебри-стый	0 : 3 : 1	0	3	4	0	5,4	1,8	3,70 (3,76)	0	5,25	1,75	3,86

Пример 24. Проводились различного типа скрещивания сортов айвы обыкновенной, различающихся по двум типам признаков: форма плода и характер его поверхности. Для объяснения результатов расщепления по признакам были подобраны возможные модели (типы) теоретического расщепления по этим признакам, которые бы подтверждались расчётом критерия χ^2 при $P = 0,05$ [Щеглов и др., 1979]. Однако анализ этих данных показывает, что расчёты χ^2 сделаны с ошибками, хотя и при табличном значении $\chi^2 = 5,99$ (при двух степенях свободы) $P > 0,05$. Ниже на ряде примерах покажем ошибки в расчётах и верное значение показателей.

Так, по таблице 19, позиция 1 авторы статьи, используя свои же табличные данные, должны были иметь такие расчёты: $87-84 = 3$, затем $3^2 / 84 = 0,107$; $3-5,6 = 2,6$, далее $2,6^2 / 5,6 = 1,207$. Суммируя, получаем, что $\chi^2 = 0,107 + 1,207 = 1,314$. Верные же расчёты такие: $87-84,38 = 2,62$; $2,62^2 / 84,38 = 0,081$; $3-5,62 = 2,62$; $2,62^2 / 5,62 = 1,221$. В итоге получаем $\chi^2 = 0,081 + 1,221 = 1,302$ (табл. 19).

По таблице 20, позиция 1 должны быть такие данные: $71-67,5 = 3,5$; $3,5^2 / 67,5 = 0,181$; $19-22,5 = 3,5$; $3,5^2 / 22,5 = 0,544$; $31-30 = 1$; $1^2 / 30 = 0,033$. Тогда $\chi^2 = 0,181 + 0,544 + 0,033 = 0,758$. Перерасчёт данных показывает такие же результаты: $71-68,06 = 2,94$; $2,94^2 / 68,06 = 0,127$; $19-22,5 = 3,69$; $3,69^2 / 22,69 = 0,600$; $31-30 = 1$; $1^2 / 30 = 0,033$. Отсюда $\chi^2 = 0,127 + 0,600 + 0,033 = 0,760$.

Как показывает анализ данных авторов статьи, основные ошибки возникают за счёт неправильного распределения количества особей (шт.) по модели расщепления. Например, в таблице 19, позиции 2, по данным авторов, было $68 + 8 = 76$ особей (гибридов), частоты расщепления равны $7+1=8$. Отсюда $76 / 8 = 9,5$, но не $8,8$, как у авторов. То есть на одну частоту расщепления приходится $9,5$ особей-гибридов. Тогда на 7 частот будет $9,5 \times 7 = 66,5$ особей, но не $61,6$. Нельзя пренебрегать точными расчётами, ибо на малых выборках особей неточности дадут большие погрешности. Также есть сомнения и в правильности использования моделей, где в расчётах участвуют всего $7-38$ особей (см. табл. 19–20). Критерий χ^2 широко распространён при изучении расщепления по признакам не только в искусственных, но и в природных популяциях. Это возможно за счёт использования давно известного в математике бинома Ньютона, имеющего следующий вид: $(p + q)^2 = 1$, где p и q есть частоты (вероятности) изучаемого признака. Переходя на символику генетики и разлагая бином Ньютона, получаем следующую рабочую формулу: $(pA + qa)^2 = p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$, где pA и qa – частоты доминантного (A) и рецессивного (a) генного аллеля, отсюда p^2AA – частота доминантной гомозиготы, $2pqAa$ – частота гетерозиготы, q^2aa – частота рецессивной гомозиготы. Как видим, эта формула с соотношением генотипов $1 : 2 : 1$ представляет собой Второй закон Менделя применительно

к природным популяциям, в которых наследование признака идёт по промежуточному (полудоминантному) типу. Закон, характеризуемый биномом Ньютона, называется законом Каствла-Харди-Вайнберга (КХВ) и считается Первым законом популяционной генетики [Ли, 1978]. Однако если наследование осуществляется по классическому менделевскому доминантному типу, то, конечно же, по этой формуле можно рассчитать теоретическую частоту гетерозиготы, но считается, что гетерозигота внешне никак не выявляется, маскируясь под облик доминантной гомозиготы.

Вторая проблема использования закона КХВ состоит в том, чтобы выявить в природных популяциях расщепления признаков согласно этому закону. В сущности, законы Менделя были установлены на идеальных, «удачных» признаках, которые в современной литературе стали называть фенами (см. обзор: [Авдеев, 2004]). Чтобы выявить фены, необходимы веские доказательства или надёжные наблюдения по их расщеплению в популяциях данного вида или близких видов живых организмов [Яблоков, 1989].

Расчёты по закону КХВ выполняются путём подсчёта теоретических частот аллелей и зигот по общепринятым формулам [Петров, Драгавцев, 1969]:

$$p = (2n_1AA + n_2Aa) / 2N; q = (2n_3aa + n_2Aa) / 2N,$$

где в шт. даны n_1AA – эмпирическое количество доминантных гомозигот, n_3aa – рецессивных гомозигот, n_2Aa – гетерозигот.

$$N = n_1 + n_2 + n_3.$$

После расчёта по этим двум формулам соответствие эмпирического и теоретического распределений зигот (генотипов) оценивают с помощью критерия χ^2 Пирсона при одной степени свободы (число фенотипов минус число аллелей внутри гена; теоретическое значение $\chi^2_{05} = 3,84$). Отметим, что по условию применения критерия χ^2 необходимо, чтобы количество фенотипов (классов) признака было не менее пяти. Если их четыре по каждому фенотипу, как это приведено в таблице 21 по окраске пестика цветка, то необходимо использовать более сложную формулу, изложенную в монографии Ч. Ч. Ли [1978], она позволяет сразу вычислить количество особей фенотипов:

$$n_1 = (2n_1 + n_2 - 1)(n_1 + 0,5n_2) / (2N - 1);$$

$$n_3 = (2n_3 + n_2 - 1)(n_3 + 0,5n_2) / (2N - 1);$$

$$n_2 = N - (n_1 + n_3).$$

Приведём для этого ряд примеров.

Пример 25. При изучении миндаля бухарского на северных склонах хребта Сурхо в Центральном Таджикистане выявлена изменчивость осо-

бей по окраске пестика и лепестков цветка. Сопоставлены по этим признакам эмпирические и теоретические распределения особей [Авдеев, 1997]. Расчёты показывают, что закону КХВ соответствует одно из этих распределений, по окраске пестика (табл. 21).

Таблица 21 – Оценка распределения фенотипов по признакам цветка у миндаля бухарского на южном склоне в чукуракской популяции Центрального Таджикистана

Распределение фенотипов	Название и число особей фенотипа, шт.			χ^2 и его оценка
Окраска пестика				
Эмпирическое	красная 4,00	розовая 4,00	зелёная 92,00	$N = 100$ шт.
Теоретическое	$(2 \times 4 + 4 - 1) \times (4 + 0,5 \times 4) / 2N - 1 = 11 \times 6 / 199 = 0,33$	$100 - (0,33 + 88,33) = 11,34$	$(2 \times 92 + 4 - 1) \times (92 + 0,5 \times 4) / 199 = 88,33$	1,30 $P > 0,05$
Характер окраски лепестков антоцианом				
Эмпирическое	окрашены все части лепестка 27,00	окрашены только жилки 117,00	пигментация отсутствует 36,00	$N = 180$ шт.
Теоретическое	$p = (2 \times 27 + 117) / 2 \times 180 = 0,475$ $n_1 = 0,475^2 \times 180 = 40,61$	$n_2 = 180 - (40,61 + 49,61) = 89,78$	$q = 1 - 0,475 = 0,525$ $n_3 = 0,525^2 \times 180 = 49,61$	13,19 $P < 0,001$

Расчёты частот фенотипов сделаны в таблице 21. В них по окраске пестика учтено то, что в двух случаях эмпирическое число фенотипов равно четырём особям. Согласно теории, по этой причине объединяют два соседних числа, т.е. $4 + 4 = 8$. Но тогда число фенотипов становится равно двум, а это уже не позволяет применить выше названные формулы [Петров, Драгавцев, 1969], поскольку они рассчитаны на три фенотипа. В этой связи использована формула Ч. Ч. Ли [1978]. Из полученных данных следует, что по окраске пестика теоретически $p = \sqrt[3]{0,33/100} = 0,057$; $q = 1 - 0,057 = 0,943$, и эти данные почти совпадают с теми, которые бы рассчитывали по обычной формуле: $p = (8 + 4) / 200 = 0,060$ и $q = 1 - 0,060 = 0,940$. На этой основе рассчитаем критерий Пирсона для распределения по окраске пестика: $\chi^2 = [(4,00 + 4,00) - (0,33 + 11,34)]^2 / (0,33 + 11,34) + (92,00 - 88,33)^2 / 88,33 = 1,30$, т.е. $P > 0,05$.

Можно выявить ряд и других фактов соответствия распределений закону КХВ. Впервые это было обнаружено в популяциях боярышника понтийского. Выше говорилось о проблеме разграничения гетерозигот и доминантных гомозигот. У этого растения, относящегося к подсемейству яблоневых, помимо хорошо выраженной воронки плода, в ряде популяций у особей в кроне (т.е. метамерно) часть плодов имеют воронку, а другая часть её не имеет. В некоторых популяциях у ряда особей воронка может отсутствовать. Возникло предположение, что метамерность по строению воронки у плода присуща именно гетерозиготам [Авдеев, 1988б, 1997]. Это предположение было проверено с применением формул КХВ (табл. 22).

Пример 26. Для этой цели в 1981–1984 гг. у трёх указанных выше популяций (табл. 15), особи которых имеют различный тип воронки, было сопоставлено распределение по этому признаку (табл. 22).

Таблица 22 – Оценка распределения фенотипов у боярышника понтийского по строению воронки плода в Центральном Таджикистане (по: [Авдеев, 1988б] с изменениями)

Название популяции	Распределение фенотипов	Название, число особей (шт.) генотипа, имеющего плоды			
		с воронкой (AA)	с метамерной изменчивостью по воронке (Aa)	без воронки (aa)	χ^2 и его оценка
Новабадская	Эмпирическое	92,00	8,00	0,00	0,003
	Теоретическое	92,14	7,72	0,14	$P > 0,05$
Рогунская	Эмпирическое	88,00	8,00	4,00	0,887
	Теоретическое	84,60	14,79	0,61	$P > 0,05$
Кишрогская	Эмпирическое	56,00	20,00	24,00	31,350
	Теоретическое	43,45	45,10	11,45	$P < 0,001$

В Новабадской популяции, расположенной на южных склонах Каратегинского хребта, вблизи пгт Файзабад, особи, имеющие разное строение воронки плода, имеют явный генетический полиморфизм по этому признаку. Их распределение подчиняется закону КХВ. В остальных двух популяциях, расположенных на западных склонах Вахшского хребта, распределению особей по закону КХВ не соответствует распределение в Кишрогской популяции. По существующей теории [Ли, 1978; Айала, 1984; и др.], это возможно объяснить тем, что в этой популяции действует естественный отбор, направленный на преимущественное размножение особей с мелкой воронкой у плода или особей, её не имеющих [Авдеев, 1988].

Пример 27. Интересным объектом для изучения приложимости закона КХВ к растениям является облепиха крушиновидная, растущая в Таджикистане. У неё в популяциях есть особи, имеющие плакучую крону (см. [Авдеев и др., 1985] и пример 18) и различную окраску плода. Данные подтверждают наличие генетического полиморфизма по признаку «плакучесть кроны» у облепихи и по окраске плода у некоторых популяций (при $P > 0,05$; табл. 23 и 24). Нет соответствия закону КХВ у популяций по реке Висхарви по окраске плода, по обоим признакам – за пределами Памира по рекам Оби-Хингоу, Анзобдара ($P < 0,001$; $\chi^2_{05} = 3,84$).

Таблица 23 – Распределение фенотипов облепихи крушиновидной по типу кроны (1977–1978 гг.)

Распределение	Число особей (шт.), имеющих тип кроны			χ^2 и его оценка
	плакучий (AA)	промежуточный (Aa)	пряморослый (aa)	
Северо-Западный Памир, река Ванч				
Эмпирическое	8,00	47,00	45,00	0,80
Теоретическое	9,92	43,16	46,92	$P > 0,05$
Там же, по реке Висхарви (Дарваз)				
Эмпирическое	8,00	49,00	52,00	0,30
Теоретическое	8,88	50,84	49,28	$P > 0,05$

Таблица 24 – Распределение фенотипов облепихи крушиновидной по окраске плода (1977–1978 гг.)

Распределение	Число особей (шт.), имеющих окраску плода			χ^2 и его оценка
	красную (AA)	оранжевую (Aa)	жёлтую (aa)	
Северо-Западный Памир, река Ванч				
Эмпирическое	30,00	62,00	8,00	9,18
Теоретическое	37,21	47,59	15,21	$0,01 > P > 0,001$
Юго-Западный Памир, река Пяндж (верховья)				
Эмпирическое	30,00	55,00	15,00	1,57
Теоретическое	33,06	48,88	18,06	$P > 0,05$
То же, река Шахдара (верховья)				
Эмпирическое	20,00	65,00	25,00	3,73
Теоретическое	25,04	54,89	30,07	$P > 0,05$
Там же, река Гунт (низовья)				
Эмпирическое	32,00	66,00	8,00	8,14
Теоретическое	38,41	52,29	15,30	$0,01 > P > 0,001$

Приведённые в таблицах 23 и 24 данные позволяют вычислить ряд показателей, относящихся к приспособленности генотипов [Яблоков, Юсуфов, 1976; Айала, 1984]. Для этого используем данные по типу кроны и окраске плодов из одной и той же популяции – по реке Ванч.

Пример 28. На основе данных таблиц 23 и 24 сделаем расчёт всех необходимых показателей приспособленности и коэффициента отбора по типу кроны и окраске плода, основываясь на методике Ф. Дж. Айала (табл. 25).

Таблица 25 – Приспособленность трёх генотипов по тину кроны и окраске плода у облепихи крушиновидной из Северо-Западного Памира (река Ванч)

Показатели	Генотипы		
	AA	Aa	aa
1	2	3	4
По типу кроны (плакучий, промежуточный, пряморослый)			
Фактическая частота генотипа	$p^2 = 8,00 / 100 = 0,080$	$2pq = 47,00 / 100 = 0,470$	$q^2 = 45,00 / 100 = 0,450$
Теоретически ожидаемая частота генотипа	$p^2 = 9,92 / 100 = 0,099$	$2pq = 43,16 / 100 = 0,432$	$q^2 = 46,92 / 100 = 0,469$
Выживаемость генотипа	$0,080 / 0,099 = 0,808$	$0,470 / 0,432 = 1,088$	$0,450 / 0,469 = 0,959$
Относительная приспособленность генотипа	$W_{\text{отн.}} = 0,808 / 0,888 = 0,743$	$W_{\text{отн.}} = 1,088 / 1,088 = 1,000$	$0,959 / 1,088 = 0,881$
Коэффициент отбора ($1 - W_{\text{отн.}}$)	$1 - 0,743 = 0,257$	0,000	$1 - 0,881 = 0,119$
Средняя приспособленность всех генотипов ($W_{\text{ср.}}$)	$W_{\text{ср.}} = 0,080 \times 0,743 + 0,470 \times 1,000 + 0,450 \times 0,881 = 0,926$		
По окраске плода (красная, оранжевая, жёлтая)			
Фактическая частота генотипа	$p^2 = 30,00 / 100 = 0,300$	$2pq = 62,00 / 100 = 0,620$	$q^2 = 8,00 / 100 = 0,080$
Теоретически ожидаемая частота генотипа	$p^2 = 37,21 / 100 = 0,372$	$2pq = 47,59 / 100 = 0,477$	$q^2 = 15,21 / 100 = 0,151$
Выживаемость генотипа	$0,300 / 0,372 = 0,806$	$0,620 / 0,477 = 1,300$	$0,080 / 0,151 = 0,530$

Продолжение таблицы 25

1	2	3	4
Относительная приспособленность	$0,806 / 1,300 = 0,620$	$1,300 / 1,300 = 1,000$	$0,530 / 1,300 = 0,408$
Коэффициент отбора ($1 - W_{\text{отн.}}$)	$1 - 0,620 = 0,380$	0,000	$1 - 0,408 = 0,592$
Средняя приспособленность всех генотипов ($W_{\text{ср.}}$)	$W_{\text{ср.}} = 0,300 \times 0,620 + 0,620 \times 1,000 + 0,080 \times 0,408 = 0,839$		

При расчёте приспособленности генотипов по методике, данной в монографии Ф. Дж. Айала [1984], этот показатель у гетерозигот (*Aa*) принимается за базовый (т.е. его приспособленность равна 1,0), а у обеих гомозигот (*AA*, *aa*) приспособленность уже вычисляется относительно приспособленности гетерозиготы. Из полученных данных можно сделать вывод, что в изучаемой ванчской популяции облепихи крушиновидной наибольшей выживаемостью, как это обычно и бывает, обладает гетерозигота, наименьшие показатели присущи доминантной гомозиготе (плакучести кроны). Это объясняется тем, что пряморослые особи сильно затеняют плакучие особи облепихи, которая, как известно, является очень светолюбивым растением. По окраске плода точно так же более всего выживают гетерозиготы (оранжевая окраска), но менее всего – рецессивные гомозиготы (жёлтая окраска плода). Можно полагать, что плоды жёлтой окраски менее всего привлекают животных, которые, пропуская семена через желудок, в наименьшей мере способствуют распространению семенами желтоплодных особей. Ведь понятно, что эти особи (генотип *aa*) могут лишь воспроизводиться через гибридизацию гетерозигот (генотип *Aa*). Средняя приспособленность популяции по типу кроны в 1,1 раза выше, чем по окраске плода (табл. 25).

По несколько иной методике [Яблоков, Юсуфов, 1976] за базовую приспособленность берут приспособленность доминантной гомозиготы (*AA*), относительно её рассчитывают этот показатель у гетерозиготы и рецессивной гомозиготы. В этом случае по типу кроны относительная приспособленность плакучести кроны выделяется ещё сильнее (так, у генотипов с плакучей кроной эта приспособленность равна 1,000, тогда как у генотипов с промежуточным типом кроны она составляет 1,346, а у генотипов пряморослых она несколько меньше, 1,187). По окраски плода получаем следующие данные по приспособленности: у красноплодных особей она равна 1,000, у особей с оранжевой окраской (гетерозиготы) составляет 1,512, а у рецессивных гомозигот – в 2,3 раза меньше (0,658). Оба этих подхода при расчёте приспособленности приводят к близким выводам.

3.3 Биология растений и популяций

При изучении биологии развития растений используют различные методы, зависящие от цели исследования. Здесь практически применимы любые биометрические показатели, ибо биология изучает процессы роста, адаптации растений и многое другое. При изучении же популяций также преследуют разные цели, важнейшей из них является расчёт показателей жизнеспособности популяций.

Одним из методов, мало используемым в биологии, является анализ аллометрического (или соотносительного) роста органов растений. По сути дела, этим методом изучают взаимосвязи (корреляции) органов или их частей, изменяющиеся во времени. Корреляции вызваны тем, что одни и те же аллельные гены кодируют развитие в фенотипе различные признаки и процессы. Это свойство называется плейотропным, или множественным, действием аллелей гена. Плейотропны множество генов, поэтому многие признаки и свойства живых организмов находятся под воздействием сразу целого ряда генов. Методы расчёта аллометрических показателей довольно просты и изложены в ряде книг по биометрии, в частности в пособии Н. А. Плохинского [1970]. Ниже приведён расчёт этих показателей на примере аллометрического роста листовой пластинки у облепихи крушиновидной.

Пример 29. В 1977 г. в коллекции Памирского ботанического сада (ПБС) им. А. В. Гурского (горный Бадахшан, 2300–2400 м над уровнем моря) изучали рост листовой пластинки видов облепихи крушиновидной, облепихи иволистной и ряда видов лоха. В коллекции росли сорта облепихи крушиновидной из Западной Сибири (Витаминная, Дар Катуня, Б-32 и др.), виды лоха различного географического происхождения. Местные формы облепихи крушиновидной обитали в природных условиях на территории ПБС. Для изучения аллометрического роста листовой пластинки брали по 2–3 растения облепихи в возрасте 3–4 года, выращенные вегетативно. На каждом растении отбирали по 15 листьев, на которых периодически измеряли длину (y) и максимальную ширину (x) их листовой пластинки. По окончании роста пластинки вычисляли необходимые показатели по методике [Плохинский, 1970]. В общей сложности изучены были 8 сортов и форм облепихи и 4 формы видов лоха [Авдеев, 1979]. Ниже изложены расчёты на примере западнопамирской формы облепихи ШХ-2 (табл. 26).

Таблица 26 – Исходные данные для расчёта аллометрических показателей роста листовой пластинки у облепихи формы ШХ-2 (1977 г.)

Дата измерения листовой пластинки	Ширина, мм (x)	Длина, мм (y)	lgx	lgy	(lgx) ²	lgx × lgy	lgy = 0,7 + lgx
8 июня	3,1	14,5	0,49	1,16	0,24	0,57	1,19
11 июня	3,2	16,5	0,51	1,22	0,26	0,62	1,21
17 июня	4,0	20,6	0,60	1,31	0,36	0,79	1,30
23 июня	4,6	23,5	0,66	1,37	0,44	0,90	1,36
Сумма	–	–	2,26	5,06	1,30	2,88	5,06

Далее составляем систему уравнений:

$$4lga + 2,26b = 5,06 \text{ и}$$

$$2,26 lga + 1,30b = 2,28.$$

Цифра «4» – это число календарных дат наблюдений (т.е. 8; 11; 17 и 23 июня). Затем нужно решить эти уравнения, для чего первое уравнение умножаем на величину, равную 0,565, которая получается от частного $2,26 / 4$. После этого все члены верхнего уравнения умножаем на 0,565 и от него отнимаем второе уравнение (можно отнять наоборот). Итак, $0,565 \times (4lga + 2,26b = 5,06) - (2,26 lga + 1,30b = 2,28)$. Решая это выражение, получаем следующее: $(2,26 lga + 1,28b = 2,86) - (2,26lga + 1,30b = 2,88)$, в итоге это выражение упрощается так: $-0,02b = -0,02$. Отсюда $b = 1,00$ (b – аллометрическая константа, или аллометрический коэффициент). Далее используем формулу: $lg a = (lgy - blgx) / 4 = [5,06 - 1,00 \times 2,26] / 4 = 0,700$. Уравнение регрессии аллометрического роста следующее: $lg y = lga + blgx = 0,700 + 1,00 \times lgx = 0,7 + lgx$. Пользуясь таблицей антилогарифмов, находим, что $\alpha = 5,0$ (α – это константа начального роста, постоянный член уравнения), поэтому получаем, что $y = \alpha \times xb = 5,0 \times x1,00 = 5x$. Отсюда $y / x = 5,0$. Эту формулу можно проверить, пользуясь таблицей 26. Для этого делим все значения y на x и суммируем их: $y = (14,5 / 3,1 + 16,5 / 3,2 + 20,6 / 4,0 + 23,5 / 4,6) / 4 = 5,02$. То есть расчёты совпали до десятичного знака. Используя формулу $lgy = 0,7 + lgx$, можно уточнить исходные значения lgy . Они также совпадают с расчётными данными (табл. 26). От логарифмов через таблицу антилогарифмов всегда можно перейти к значениям y (в мм). Таким образом, для расчётов необходимы таблицы десятичных логарифмов и антилогарифмов. Данные опытов показывают, что длительность роста листовой пластинки западнопамирских форм в 1,5–2 раза короче, чем западносибирских сортов облепихи и разных видов лоха, растущих в тех же условиях. Поэтому

аллометрические уравнения часто используют в биосистематике для характеристики видов.

Однако нужно сказать, что уравнения аллометрии в цифровой и графической форме варьируют у видов, сортов, форм облепихи и лоха довольно значительно [Авдеев, 1979]. Используя выше названные формулы, в 1978 г. были впервые вычислены аллометрические показатели роста листовой пластинки для ряда других плодовых растений, росших в горных коллекциях Файзабадской зональной опытной станции Таджикского НИИ садоводства, виноградарства и овощеводства (см. прил. 3).

Расчёт корреляций широко распространён в биологии. Если связь признаков пропорциональная, т.е. если изменению одного из показателей (аргумента x) соответствует пропорциональное изменение (уменьшение или увеличение) другого показателя (функции y), тогда связь этих признаков называется линейной. Пропорциональное увеличение значений одного признака по отношению к другому признаку отражается положительным, а пропорциональное уменьшение значений признака – отрицательным коэффициентом корреляции ($\pm r$). Однако при неравном, непропорциональном изменении значений двух признаков связь является криволинейной, она отражается корреляционным отношением (η). Для двух признаков (x и y) этот показатель двойной. Если соответствующие значения y выписывают против ранжированных значений x (от меньшего к большему), то этот приём называют ранжированием значений y по значениям x , тогда показатель обозначается как $\eta_{y/x}$. При обратном ранжировании (x по y) показатель уже обозначается как $\eta_{x/y}$ [Лакин, 1973; Доспехов, 1985; и др.]. В биологии распространены как коррелятивные (r -связи), так и непропорциональные (η -связи) взаимоотношения между признаками, поэтому рекомендуют их вычислять одновременно. Первые можно глазомерно установить, если их изобразить графически. Расчёты этих показателей непросты (см. [Лакин, 1973; Зайцев, 1984; и др.]), их покажем на примерах, представленных ниже.

Пример 30. На Западном Памире в 1977 г. изучена изменчивость признаков плода у облепихи крушиновидной. Помимо сырой массы 100 плодов (табл. 1), определены длина плодоножки, длина и ширина плода. Между этими признаками рассчитаны значения r – весьма обычного в биометрии коэффициента корреляции Бравэ-Пирсона. Покажем это при вычислении корреляционной связи между признаками «сырая масса 100 плодов, г» и «длина плодоножки, мм» (табл. 27).

Таблица 27 – Корреляционная связь (r) между массой 100 плодов и длиной плодоножки у облепихи крушиновидной из Юго-Западного Памира (верховья реки Шахдара, 1977 г.)

Масса 100 плодов, г (x)	Длина плодоножки, мм (y)	x^2	y^2	xy
14,5	4,0	210,25	16,00	58,00
13,5	4,5	182,25	20,25	60,75
10,2	3,0	104,04	9,00	30,60
13,8	3,0	190,44	9,00	41,40
18,7	5,0	349,69	25,00	93,50
21,2	4,5	448,44	20,25	95,40
20,5	5,0	420,25	25,00	102,50
11,4	3,0	129,96	9,00	34,20
17,2	3,0	295,84	9,00	51,60
11,6	3,0	134,56	9,00	34,80
15,2	3,0	231,04	9,00	45,60
12,2	3,0	148,84	9,00	36,60
8,2	3,0	67,24	9,00	24,60
8,2	4,0	67,24	16,00	16,80
8,0	3,5	64,00	12,25	28,00
17,9	4,0	320,41	16,00	71,60
15,6	2,5	243,36	6,25	39,00
15,4	4,0	237,16	16,00	61,60
14,7	3,0	216,09	9,00	44,10
13,7	3,0	187,69	9,00	41,10
18,2	4,0	331,24	16,00	72,80
11,5	3,0	132,25	9,00	34,50
$\Sigma = 311,4$	$\Sigma = 78,0$	$\Sigma = 4712,28$	$\Sigma = 288,00$	$\Sigma = 1119,00$

Отсюда

$$r = (1119,0 - 311,4 \times 78,0 / 22) / \sqrt{4712,28 - (311,4)^2 / 22} \times \sqrt{288,0 - (78,0)^2 / 22} = 14,95 / \sqrt{304,55 \times 11,45} = +0,025.$$

В этих расчётах $n = 22$ означает число изученных особей (табл. 27). Оценив $r = +0,25$ по критерию Стьюдента [Зайцев, 1984, с. 144], получаем, что он недостоверен ($P > 0,05$). Рассчитаем теперь корреляционные отношения (табл. 28 и 29).

Таблица 28 – Вычисление $\eta_{y/x}$ для установления связи сырой массы 100 плодов и длины плодоножки у облепихи крушиновидной из Юго-Западного Памира (река Шахдара)

Масса 100 плодов, г (x_i)	Длина плодоножки, мм (y_i)	\bar{y}_x	$\bar{y}_x - \bar{y}$	$(\bar{y}_x - \bar{y})^2$	$y_i - \bar{y}$	$(y_i - \bar{y})^2$
8,0	3,5	3,5	0,0	0,00	0,00	0,00
8,2	3,0	3,5	0,0	0,00	0,50	0,25
8,2	4,0	3,5	0,0	0,00	0,50	0,25
10,2	3,0	3,0	0,5	0,25	0,50	0,25
11,4	3,0	3,0	0,5	0,25	0,50	0,25
11,5	3,0	3,0	0,5	0,25	0,50	0,25
11,6	3,0	3,0	0,5	0,25	0,50	0,25
12,2	3,0	3,0	0,5	0,25	0,50	0,25
13,5	4,5	4,5	1,0	1,00	1,00	1,00
13,7	3,0	3,0	0,5	0,25	0,50	0,25
13,8	3,0	3,0	0,5	0,25	0,50	0,25
14,5	4,0	4,0	0,5	0,25	0,50	0,25
14,7	3,0	3,0	0,5	0,25	0,50	0,25
15,2	3,0	3,0	0,5	0,25	0,50	0,25
15,4	4,0	4,0	0,5	0,25	0,50	0,25
15,6	2,5	2,5	1,0	1,00	1,00	1,00
17,2	3,0	3,0	0,5	0,25	0,50	0,25
17,9	4,0	4,0	0,5	0,25	0,50	0,25
18,2	4,0	4,0	0,5	0,25	0,50	0,25
18,7	5,0	5,0	1,5	2,25	1,50	2,25
20,5	5,0	5,0	1,5	2,25	1,50	2,25
21,2	4,5	4,5	1,0	1,00	1,00	1,00
$x_{cp} = 14,15$	$\bar{y} = 3,50$	–	–	$\Sigma = 11,00$	–	$\Sigma = 11,50$

Примечание. Здесь и далее x_{cp} и \bar{y} есть среднее значение признаков (M).

Ранжирование в этой таблице делается лишь только однажды. Так, встречено одно и то же значение $x = 8,2$ г. Для него есть разные значения $y = 3,0$ мм и $y = 4,0$ мм. Берётся среднее значение: $y = (3,0 + 4,0) / 2 = 3,5$ мм и записывается оно против всех двух значений $x = 8,2$ г. Такая операция ведётся независимо от числа равных значений x или значений y (табл. 29). Далее рассчитываем

$$\eta_{y/x} = \sqrt[3]{11,0/11,50} = 0,98.$$

Можно, конечно, оценить такое высокое значение $\eta_{y/x}$ по критерию Стьюдента [Лакин, 1973, с. 200–201; и др.], получим $P < 0,001$. Уже по этим данным $\eta_{y/x} = 0,98$ (т.е. почти 1,00) очевидно, что связь изучаемых признаков очень высокая, но криволинейная. Линейная связь ($r = +0,25$) занимает не более 25% всей связи. Нужно сказать, корреляционное отношение не имеет знака, в отличие от коэффициента корреляции.

Используя тот же подход, рассчитаем $\eta_{x/y}$ (табл. 29). Заметим, что здесь ранжируем только значения y , которые берём из таблицы 28, из неё берём и соответствующие им значения x .

Таблица 29 – Вычисление $\eta_{x/y}$ для установления связи сырой массы 100 плодов и длины плодоножки у облепихи крушиновидной из Юго-Западного Памира (река Шахдара)

Длина плодоножки, мм (y_i)	Масса 100 плодов, г (x_i)	x_y^{cp}	$x_y^{cp} - x_{cp}$	$(x_y^{cp} - x_{cp})^2$	$x_i - x_{cp}$	$(x_i - x_{cp})^2$
2,5	15,6	15,60	1,45	2,10	1,45	2,10
3,0	8,2	13,97	0,18	0,03	5,95	35,40
3,0	10,2	13,97	0,18	0,03	1,95	3,80
3,0	11,4	13,97	0,18	0,03	2,75	7,56
3,0	11,5	13,97	0,18	0,03	2,65	7,02
3,0	11,6	13,97	0,18	0,03	2,55	6,50
3,0	12,2	13,97	0,18	0,03	1,95	3,80
3,0	13,7	13,97	0,18	0,03	0,45	0,20
3,0	13,8	13,97	0,18	0,03	0,35	0,12
3,0	14,7	13,97	0,18	0,03	0,55	0,30
3,0	15,2	13,97	0,18	0,03	1,05	1,10
3,0	17,2	13,97	0,18	0,03	3,05	9,30
3,5	8,0	8,00	6,15	37,82	6,15	37,20
4,0	8,2	14,84	0,69	0,48	5,95	35,40
4,0	14,5	14,84	0,69	0,48	0,35	0,12
4,0	15,4	14,84	0,69	0,48	1,25	1,56
4,0	17,9	14,84	0,69	0,48	3,75	14,06
4,0	18,2	14,84	0,69	0,48	3,95	15,60
4,5	13,5	17,35	3,20	10,24	0,65	0,42
4,5	21,2	17,35	3,20	10,24	7,05	49,70
5,0	18,7	19,60	5,45	29,70	4,55	20,70
5,0	20,5	19,60	5,45	29,70	6,35	40,32
$\bar{y} = 3,50$	$x_{cp} = 14,15$	–	–	$\Sigma = 122,05$	–	$\Sigma = 292,28$

Примечание. x_y^{cp} – есть среднее после ранжирования значение признака (по типу \bar{y}).

Расчёты показывают, что при таком ранжировании $\eta_{xy} = 0,65$ ($P < 0,001$). Таким образом, и этот показатель говорит о том, что связь этих двух признаков значительная, но преимущественно криволинейная.

О том или ином несоответствии коэффициента корреляции (r) и корреляционного отношения (η) на примере признаков плода у облепихи показывают следующие данные. По Шахдаре все остальные корреляции между сырой массой и размерами плода составляют от +0,52 до +0,70, т.е. средние по величине. Выше отмечалось, что η подтверждает такую связь между массой плода и длиной плодоножки на 0,65 и 0,98. Кроме того, r связывает длину плодоножки на +0,70, а η это подтверждает достоверно на 0,76–0,77. На северо-западе Бадахшана (река Ванч) связи иные: они в основном слабые (r от +0,56 между массой плода и его длиной и до +0,63 между массой плода и его шириной), прочие же признаки коррелируют недостоверно от +0,32 до –0,06. Однако расчёт η по связи длины плодоножки (x) и ширины плода (y) даёт $\eta_{y/x} = 0,93$, а вот $\eta_{x/y} = 0,32$ и он недостоверен. На юго-западе Памира (верховья рек Пяндж, близ пос. Ишкашим, по ущелью Абхарвдара) достоверные значения r получены между массой и шириной плода, длиной и шириной плода (r от +0,77 до +0,58), прочие же связи – недостоверны (r от +0,35 до –0,10). Но и η даёт во всех отношениях недостоверную связь длины плодоножки (x) и ширины плода (y) на 0,27 и 0,35, только подтверждая тем самым недостоверную корреляцию, равную –0,20.

При расчёте корреляций и корреляционных отношений важно найти связь признаков из разных функциональных систем растений, например, генеративных и вегетативных органов [Берг, 1959; Колосова, 1973]. Это рассмотрим на нижеследующем примере.

Пример 31. В 1977–1978 гг., как и в предыдущем примере, изучена изменчивость популяций облепихи крушиновидной по различным признакам генеративной и вегетативной сфер в пределах Таджикистана, от районов Памира и до Южного Тянь-Шаня [Авдеев, 2005; и др.]. Связи признаков устанавливали путём расчёта значений показателя η . Так, на Северо-Западном Памире (Дарваз), по реке Висхарви между площадью листовой пластинки (определяли весовым методом) и массой, длиной плода η был на уровне от 0,61 до 0,95, но связь с шириной плода при ранжировании по этому признаку была недостоверной ($\eta = 0,17$), а при ранжировании по площади листовой пластинки η составил 0,78. За пределами же Западного Памира эти связи также были значительными. По реке Оби-Хингоу (левой составляющей Вахша) η у тех же признаков изменялось от 0,85 до 1,00, связь с шириной плода была также соответственно 0,68 и недостоверной ($\eta = 0,42$). По реке Ягноб (север Таджикистана, Южный Тянь-Шань), при η от 0,82 до 1,00 по массе, длине, ширине плода, была высокой связь массы плода и площади листовой пластинки (η от 0,75 до 0,86). Выявленные

связи размеров плода и листовой пластинки объясняют мелкоплодность местной облепихи. Ведь выше указывалось (см. пример 29), что в аридных условиях Таджикистана (да и по всей Средней Азии) продолжительность роста листовых пластинок у облепихи очень короткая. В итоге листья формируются мелкими (они лишь вытягиваются в длину; географически – по направлению от Западного Памира до Южного Тянь-Шаня [Авдеев, 1985, 2005; и др.]), что также приводит к мелкоплодности местной облепихи.

Расчёт корреляционного отношения (η) позволяет одновременно оценить и изменчивость изучаемых признаков по обычным показателям – M , σ , m , V . Например, определим эти значения для длины плодоножки в популяции облепихи по реке Шахдара (табл. 28). Из этой таблицы получаем, что

$$\sigma = \sqrt[3]{11,50/(22-1)} = 0,74.$$

Отсюда можно рассчитать по уже известным формулам (см. раздел 2.1) все необходимые показатели изменчивости. Такие расчёты по различным популяциям и признакам у облепихи приведены в приложении I.

Линейная связь и различного типа криволинейные связи одинаково хорошо распространены в мире растений. При их выявлении в условиях природы необходимо рассчитывать эти связи отдельно по различным популяциям, ибо даже соседние популяции генетически различаются.

Пример 32. В 1977 г. на южном склоне Шугнанского хребта, что выше Памирского ботанического сада, на высотах 2900–3100 м н.у.м. была изучена популяция облепихи, обитающая в ущелье Ризмен-Дара. Эта популяция отличается низкорослостью, высота особей не превышала 0,5 м. Наблюдениями установлено, что такая карликовость облепихи – это чисто модификационное явление. Так, если облепиха из мелких ущелий расселена до пойм крупных рек, то высота растений становится в этом случае обычной, как у пойменных особей [Авдеев и др., 1985]. При изучении облепихи в ущелье Ризмен-Дара интересовала связь размеров листовой пластинки, так как растения облепихи плодоносили здесь очень слабо. Всего исследованы были 24 особи (табл. 30).

Глазомерный просмотр данных таблицы 30 указывает, что связи длины, ширины (в самой широкой части) с площадью листовой пластинки близки к линейным, хотя и, например, для длины, равной 4,6 см, площадь изменяется от 2,3 до 3,3 см² и т.д. Поскольку признаков три, то были вычислены все три коэффициента корреляции: между площадью и длиной (r_{yx}), площадью и шириной (r_{yz}), длиной и шириной (r_{xz}) листовой пластинки по обычным формулам (см. пример 30). Данные таковы: $r_{yx} = +0,90$; $r_{yz} = +0,89$; $r_{xz} = +0,68$. Можно полагать, что корреляции обеспечивают лишь длина и ширина пластинки по отдельности, а не их взаимная связь. Для этого был вычислен по общепринятой и хорошо известной формуле [Зайцев, 1984; и др.]

коэффициент множественной корреляции всех трёх признаков (r_{xyz}). Он равен +0,90, что и подтвердило предположение. Кроме того, был вычислен и $\eta_{y/x}$ (см. пример 30), он также был равен 0,90. Эти расчёты убеждают, что длина, ширина связаны с площадью листовой пластинки в данной популяции облепихи «Ризмен-Дара» очень высокими корреляционными связями.

Данные таблицы 30 можно использовать для создания формулы прямой линейной регрессии парных признаков (x , y или z , y). Эту формулу (уравнение) называют параболой первого порядка, или параболой первой степени. Рассчитаем формулу, взяв данные по длине (x) и площади (y) листовой пластинки. Для расчётов нужны $\sum x = 89,1$; $\sum y = 44,2$; $\sum x^2 = 349,87$; $\sum xy = 179,27$ (табл. 30). Далее составляем систему нормальных уравнений, как это было сделано при расчёте аллометрии (пример 29):

$$24a_0 + 89,1a_1 = 44,2$$

$89,1a_0 + 349,87a_1 = 179,27$. Поскольку $89,1 / 24 = 3,7125$, то все члены первого уравнения умножаем на 3,7125, затем из второго вычитаем первое уравнение. Опуская промежуточные расчёты, получаем, $19,09a_1 = 15,18$. Отсюда $a_1 = 15,18 / 19,09 = 0,7952$. Вставив это число в первое уравнение, находим, что $a_0 = (44,2 - 89,1 \times 0,7952) / 24 = (44,2 - 70,8523) / 24 = -1,1105$. В итоге искомое уравнение следующее: $y_{\text{теор.}} = -1,11 + 0,80x$. Его можно переписать так: $y_{\text{теор.}} = 0,80x - 1,11$. Полученное уравнение легко проверить, вставив в первоначальное уравнение значения a_0 и a_1 : $y_{\text{теор.}} = 24(-1,11) + 89,1(0,7952) = 44,2$. Расхождения возникают всегда за счёт округления цифр при расчётах, если взять 0,80 вместо 0,7952.

Таблица 30 – Параметры коэффициента корреляции между признаками размера листовой пластинки у облепихи крушиновидной в ущелье Ризмен-Дара (1977 г., Юго-Западный Памир, вблизи г. Хорога)

Исходные данные по листовой пластинке			Расчётные статистические показатели					
длина, см (x)	площадь, см ² (y)	ширина, см (z)	x ²	y ²	z ²	xy	xz	yz
1	2	3	4	5	6	7	8	9
5,5	3,0	0,8	30,25	9,00	0,64	16,50	4,40	2,40
2,2	0,7	0,5	4,84	0,49	0,25	1,54	1,10	0,35
3,3	1,9	0,8	10,89	3,61	0,64	6,27	2,64	1,52
3,7	1,8	0,7	13,69	3,24	0,49	6,66	2,59	1,26
3,6	1,8	0,7	12,96	3,24	0,49	6,48	2,52	1,26
3,4	1,3	0,5	11,56	1,69	0,25	4,42	1,70	0,65
2,0	0,6	0,4	4,00	0,36	0,16	1,20	0,80	0,24
4,0	2,4	0,8	16,00	5,76	0,64	9,60	3,20	1,92

Продолжение таблицы 30

1	2	3	4	5	6	7	8	9
4,6	2,3	0,7	21,16	5,29	0,49	10,58	3,22	1,61
3,8	1,7	0,7	14,44	2,89	0,49	6,46	2,66	1,19
4,2	1,7	0,6	17,64	2,89	0,36	7,14	2,52	1,02
3,5	1,6	0,7	12,25	2,56	0,49	5,60	2,45	1,12
4,6	2,9	0,7	21,16	8,41	0,49	13,34	3,22	2,03
4,6	2,2	0,7	21,16	4,84	0,49	10,12	3,22	1,54
2,6	1,1	0,5	6,76	1,21	0,25	2,86	1,30	0,55
4,6	3,3	1,1	21,16	10,89	1,21	15,18	5,06	3,63
2,9	1,1	0,5	8,41	1,21	0,25	3,19	1,45	0,55
4,2	2,7	0,9	17,64	7,29	0,81	11,34	3,78	2,43
4,8	3,4	1,1	23,04	11,56	1,21	16,32	5,28	3,74
3,9	1,8	0,7	15,21	3,24	0,49	7,02	2,73	1,26
2,5	0,9	0,6	6,25	0,81	0,36	2,25	1,50	0,54
4,2	1,6	0,5	17,64	2,56	0,25	6,72	2,10	0,80
2,4	0,7	0,5	5,76	0,49	0,25	1,68	1,20	0,35
4,0	1,7	0,6	16,00	2,89	0,36	6,80	2,40	1,02
$\Sigma = 89,10$	$\Sigma = 44,20$	$\Sigma = 16,30$	$\Sigma = 349,87$	$\Sigma = 96,42$	$\Sigma = 11,81$	$\Sigma = 179,27$	$\Sigma = 63,04$	$\Sigma = 32,98$

Используя это уравнение, можно уточнить теоретические значения площади листовой пластинки (y), измеряя значения длины пластинки (x). Конечно, расхождения с $y_{\text{факт.}}$ (табл. 30) всегда будут. Так, для $x = 5,5$ получаем, что $0,80 \times 5,5 - 1,11 = 3,3 \text{ см}^2$ (вместо $3,0 \text{ см}^2$). Для $x = 2,2$ имеем, что $0,80 \times 2,2 - 1,11 = 0,65$ (почти совпадает с $0,7$) и т.д. Точно так же можно вывести уравнение регрессии в зависимости от ширины листовой пластинки (z). Оно, в итоге, выглядит так: $y_{\text{теор.}} = 4,00z - 0,88$. Но приложение этого уравнения к $y_{\text{факт.}}$ даёт наибольшие смещения, чем первого уравнения. Это говорит о том, что длина листовой пластинки в данной популяции определяет в основном связь с её площадью. Поэтому на практике вести расчёты нужно через первое уравнение.

В пределах г. Хорога (восточная оконечность Рушанского хребта, 2100 м н.у.м.) в 1977 г. изучена местная популяция облепихи, содержащая 41 особь. Она удалена от популяции «Ризмен-Дара» на расстоянии до 3 км. У этой хорогской популяции уравнение регрессии площади листовой пластинки (y) в зависимости от длины (x) выглядит следующим образом: $y_{\text{теор.}} = 0,73x - 0,94$; $r_{yx} = +0,99$. Различия с популяцией «Ризмен-Дара» всё же существуют, но уравнения близки. Может возникать впечатление, что связь названных двух признаков описывается параболой более высокого порядка

(см. [Зайцев, 1984]). На примере популяции из г. Хорога сделана попытка вывести уравнение регрессии третьего порядка. Но расчёты этого не подтвердили, а само уравнение приобрело почти тот же вид: $y_{\text{теор.}} = 0,73x - 0,93$, т.е. это всё же уравнение первого порядка.

Выше отмечалось, что при изучении облепихи, растущей по реке Ванч, корреляция признаков, как масса и длина плода, длина плодоножки, низкая, r составляет от +0,32 до +0,56 (см. пример 30). Однако и такие корреляции можно использовать для расчёта уравнения множественной регрессии этих признаков [Любищев, 1979; Зайцев, 1984; и др.].

Пример 33. Не приводя подробно всех данных, отметим, что для массы 100 плодов у 18 форм облепихи (y) $\sum y = 127,80$ г, длины плода (x) $\sum x = 106,00$ мм, длины плодоножки (z) $\sum z = 75,00$ мм. Другие нужные для расчётов данные следующие: $\sum xy = 544,3$; $\sum y^2 = 949,88$; $\sum xz = 448,00$; $\sum yz = 768,80$; $\sum z^2 = 638,00$; $\sum x^2 = 327,50$. Составим систему трёх уравнений:

$$18a_0 + 75a_1 + 106a_2 = 127,8$$

$$75a_0 + 327,5a_1 + 448a_2 = 544,3$$

$106a_0 + 448a_1 + 638a_2 = 768,8$, затем начнём их решать. Для этого первое уравнение разделим на 18, второе уравнение разделим на 75, от второго уравнения отнимем первое и получим такое уравнение: $0,19a_1 + 0,08a_2 = 0,16$. Затем составим систему первого и третьего уравнений, первое также разделим на 18, третье разделим на 106, от третьего отнимем первое уравнение, получим такой итог: $0,06a_1 + 0,13a_2 = 0,15$. Составим систему решённых уравнений: $0,19a_1 + 0,08a_2 = 0,16$ и $0,06a_1 + 0,13a_2 = 0,15$, первое делим на 0,19, второе делим на 0,06, от второго уравнения отнимаем первое уравнение (можно, как описано в методике [Зайцев, 1984], сложить эти уравнения, но тогда второе из них разделить на $-0,06$). В результате вычисляем $a_2 = 1,66 / 1,75 = 0,95$. Подставляем это a_2 в первое решённое уравнение ($0,19a_1 + 0,13 \times 0,95 = 0,15$), получаем $a_1 = 0,44$. Затем берём самое первое уравнение, подставляем в него данные по a_2 и a_1 , решая его, получаем следующее: $18a_0 + 75 \times 0,44 + 106 \times 0,95 = 127,8$. Тогда $a_0 = -0,33$. Получаем, в итоге, искомое уравнение регрессии: $y_{xz} = -0,33 + 0,44x + 0,95z$, или $y_{xz} = 0,44x + 0,95z - 0,33$.

В примере 33 выведено уравнение регрессии, когда все r являются низкими, два из них – недостоверными ($P > 0,05$). Существуют различные комбинации r , ниже рассмотрим случай, когда низок и недостоверен один из коэффициентов корреляции.

Пример 34. В 1981 г. в Центральном Таджикистане проводили в горах работу по обследованию плодовых видов растений левобережья реки Вахш, которые попадали в зону затопления строящейся крупнейшей в Азии Рогунской ГЭС. Были отобраны и изучены ценные формы ореха грецкого, типичные для этой местности. Местные формы ореха грецкого относятся

к культиварам Гиссаро-Алая (см. пример 11). Среди других признаков были изучены масса плода ореха (y), масса его семени («ядра», x) и толщина скорлупы плода (z). Всего изучены 20 местных форм. Здесь приводим только данные по названным трём признакам (каждый из признаков приведён соответственно друг другу), чтобы их можно было сопоставить с ранее приведёнными данными по отборным формам ореха из Гиссаро-Алая (табл. 31). Из данных видно, что по массе плода эти формы близки к другим формам этого региона, имеющим M массы плода 12,0 г (пример 11). Толщина скорлупы плода – выше средней для разных отборных форм (2,2 мм), выход (доля) ядра в среднем сниженный, 40,7% (табл. 31). По сути, эти формы – типичные культивары из всей горной зоны Таджикистана, в его долинных частях произрастают более ценные формы этого растения. Ниже приведены необходимые расчёты по r и выведено уравнение регрессии по этим трём признакам.

Таблица 31 – Изменчивость признаков плода у местных форм ореха грецкого из зоны Рогунской ГЭС (Комсомолабадский район Таджикистана) в 1981 г.

Признак плода	Значения признака по отборным формам	M
Воздушно-сухая масса одного ореха, г (y)	11,96; 13,40; 15,25; 10,05; 12,14; 11,91; 10,45; 12,12; 17,94; 11,96; 9,25; 9,59; 11,44; 14,00; 12,42; 12,74; 9,16; 11,70; 11,96; 12,55	12,10
Масса ядра в плоде, г (x)	5,30; 6,33; 5,95; 4,46; 5,02; 5,06; 4,21; 5,23; 5,49; 4,82; 4,56; 3,74; 5,22; 6,04; 3,95; 4,69; 4,84; 4,91; 4,56; 4,15	4,93
Толщина скорлупы ореха, мм (z)	1,88; 2,04; 3,05; 2,00; 2,09; 2,44; 1,87; 2,20; 3,20; 1,89; 1,48; 2,19; 1,92; 2,29; 2,00; 2,26; 1,76; 2,24; 2,71; 2,70	2,21

Необходимые для расчётов данные следующие: $\sum y = 241,99$ г; $\sum x = 98,53$ мм; $\sum z = 44,21$ мм; $\sum xy = 1208,03$; $\sum y^2 = 3008,68$; $\sum xz = 219,21$; $\sum yz = 548,06$; $\sum z^2 = 101,24$; $\sum x^2 = 494,37$. Рассчитаем сначала обычные коэффициенты корреляции, как это показано ранее (см. пример 30). Они таковы: $r_{yx} = +0,59$; $r_{yz} = +0,78$; $r_{xz} = +0,25$. Из них первые два являются достоверными, последний же – недостоверен ($P > 0,05$). Поэтому был вычислен по принятой формуле [Зайцев, 1984] частный коэффициент корреляции $r_{y \cdot xz}$, на который не влияет связь этих признаков с признаком «масса плода» (y), он равен – 0,42 и недостоверен. При исключении из связи признака «толщина скорлупы» получен частный $r_{z \cdot yx} = +0,65$. Кроме того, по известным формулам был рассчитан множественный коэффициент корреляции всех трёх признаков, $r_{y \cdot xz} = +0,73$. Таким образом, на массу плода у местных форм больше всего

влияет положительная связь с массой ядра, менее – с толщиной скорлупы. Оба признака (x, z) слабо взаимосвязаны, что и позволяет проводить селекцию крупноплодных форм ореха грецкого, имеющих нетолстую скорлупу.

Расчёт уравнения регрессии массы плода в зависимости от выхода ядра и толщины скорлупы не приводим, он аналогичен расчёту на облепихе (см. выше). Это уравнение выглядит так: $y_{xz} = 1,44x + 3,21z - 2,14$.

Выше рассматривали примеры корреляций между количественными признаками. Но можно рассчитывать корреляции и между различными качественными признаками [Зайцев, 1984; и др.]. Рассмотрим это на таком примере.

Пример 35. В 1996 г. изучали заросли цветущего миндаля низкого (*Amygdalus nana* L.) в Приуралье, по левобережью реки Кумак (бассейн Урала), на территории пос. Плодовое Новоорского района Оренбургской области. Изучали изолированные куртины этого растения, каждая из которых составляла 30–100 м². Поскольку куртина есть вегетативное потомство одного семенного растения (как у облепихи), то за особь принимали отдельную куртину. Обследованы 25 особей и выявили, что среди них имеется изменчивость по окраске элементов цветка: часть особей имеет зелёную окраску пестика и тычинок, у другой части есть сочетание этой окраски с тёмно-розовой (антоциановой), но кроме сочетания тёмно-розовой окраски пестика и зелёной окраски основания тычиночных нитей. Необходимо было выяснить, в какой степени в этой популяции связаны антоциановая окраска пестика и окраска основания тычиночных нитей цветка. Расчёты проводили по общеизвестной формуле тетракорического коэффициента сопряжённости признаков (T_4) А. А. Чупрова (табл. 32). По этой формуле получено следующее:

$$T_4 = [|16 \times 5 - 4 \times 0| - 0,5 \times 25] / \sqrt[3]{20 \times 5 \times 16 \times 9} = +0,5625.$$

Далее необходимо вычислить значимость полученного T_4 с помощью критерия хи-квадрат. Получаем, что $\chi^2 = NT_4^2 = 25 \times 0,5625^2 = 7,91$ ($0,001 < P < 0,01$). Исчислим затем направление связи признака «а»: $a' = (16 + 0) \times (16 + 4) / 25 = 12,8$. Поскольку $a > a'$, т.е. $16 > 12,8$, то связь изучаемых признаков, в самом деле, только положительная. Мутация, давшая антоциановую окраску, затронула коррелятивно (плейотропно) основание тычиночных нитей и сам пестик цветка у *Amygdalus nana* в изучаемой популяции.

В биологической литературе уже около века назад начали выделять целые группы признаков, связанные сильными корреляциями ($r = 0,75$ и более) в так называемые корреляционные плеяды, с тем, чтобы выявить признак-индикатор (ПИ). Однако представления о ПИ стали существенно различаться. Одни авторы [Терентьев, 1959; Выханду, 1964; Шмидт, 1964; Терентьев, Ростова, 1977; и др.] в качестве ПИ принимали тот признак,

у которого в плеяде существуют максимальные (тесные) корреляционные связи. Другая группа авторов [Берг, 1959, 1964; Берг и др., 1973] за ПИ считала признаки, не связанные с другими признаками достоверными корреляциями. Все авторы учитывали только коэффициент корреляции (r), т.е. принимали во внимание линейную связь признаков, так как лишь на этой связи сформулированы принципы генетики, селекции, систематики [Терентьев, Ростова, 1977; Гинзбург, 1984; Суле, 1984]. Однако возможно учитывать и криволинейную связь (η), которая всегда выше, чем линейная. Многие признаки окажутся связанными в более тесные плеяды, как это понимает первая группа авторов. Но в этом случае ПИ, скоррелированный с другими признаками через η , может стать экологически зависимым признаком, т.е. не пригодным на роль таксономического признака. Для биосистематики, как и для других биологических наук, нужно искать, использовать генетически стабильные признаки.

Таблица 32 – Четырёхпольная корреляционная решётка данных при вычислении тетрахорического коэффициента сопряжённости для признаков цветка миндаля низкого (восток Оренбуржья)

у – окраска пестика	х – окраска основания тычиночных нитей		Сумма
	тёмно-розовая	зелёная	
тёмно-розовая	$a = 16$ шт.	$c = 0$ шт.	$a + c = 16$ шт.
зелёная	$b = 4$ шт.	$d = 5$ шт.	$b + d = 9$ шт.
Сумма	$a + b = 20$ шт.	$c + d = 5$ шт.	$N = 25$ шт.

В биологии растений важное место занимают методы исследования их водного режима и засухоустойчивости. Кроме принятых показателей (о них будет сказано ниже) менее известны те, которые основаны на учёте площади поверхности листовой пластинки, содержании в ней свободной воды и сухого вещества [Штокер, 1967; Лархер, 1978; Авдеев, 1985]. К их числу относятся степень суккулентности (CC), склерофильность (CK) и ксероморфность (K) листовой пластинки. Формулы их следующие.

$$CC = CB / S_{пл}; CK = C_{ух} M / 0,1 S_{пл}; K = C_{ыр} M / S_{пл},$$

где CB – содержание свободной воды, или оводнённость пластинки (%; в пересчёте на её сухую массу),

$S_{пл}$ – площадь поверхности листовой пластинки ($дм^2$, у плоских пластинок – это приблизительно двойная площадь одной стороны пластинки),

$C_{ух} M$ – сухая масса пластинки (г),

$C_{ыр} M$ – сырая масса пластинки (г).

В своё время были массово вычислены эти показатели у облепихи, произрастающей в условиях природы и культуры в Забайкалье (Бурятия), г. Москве, Таджикистане [Авдеев, 1985], различных древесных видов в условиях культуры г. Оренбурга [Ковердяева, 2006]. Показатели CC отражает степень насыщения (запасания) тканей листа водой, CK – степень одревеснения и лигнификации клеточных стенок, K – степень развитости листовой поверхности в расчёте на объём (сырую массу) листа. Так, было установлено, что у облепихи крушиновидной в горном Таджикистане CC и K превосходили облепиху Забайкалья в среднем в 3–3,5 раза, CK – в 1,1–1,2 раза. При этом оводнёность листьев облепихи в обоих регионах была приблизительно равной (92–277% на сухую массу), а различия связаны с тем, что площадь листовой пластинки облепихи в Таджикистане в 2–3 раза ниже, чем в Забайкалье (соответственно 0,6–3,6 и 1,4–8,4 см²).

Как видно из приведённых формул, показатели CC , CK и K связаны обратной зависимостью с площадью листовой пластинки, что представляет интерес для выведения уравнения регрессии. Рассмотрим это на примере.

Пример 36. В 1975 г. изучены 62 особи облепихи крушиновидной, растущих в бассейне реки Селенга (Бурятия), у которых вычислены все 3 названных выше показателя и площадь листовой пластинки [Авдеев, 1985]. Поскольку особей довольно много ($n = 62$ шт.), лимиты показателя CC (y) и площади пластинки (x) разбиты на 7 классов каждый, а данные сведены в обычную корреляционную таблицу (см. [Доспехов, 1985; прил. 4]). По этой таблице $r = -0,85$. Нужно при этом обратить внимание, что по распределению частот признаков в таблице можно предположить даже существование параболы второго порядка, особенно если данные нанести в виде точек на график, как это обычно принято. Однако же стремление вывести уравнение регрессии высокого порядка в данном случае не оправдывается. Это уравнение имеет тривиальную формулу параболы первого порядка: $y_{\text{теор.}} = 0,57 - 0,06x$. Здесь $M_x = 4,97 \text{ см}^2$; $M_y = 0,28$. Не приводя исходных данных, отметим, что в этой же популяции между показателем K (y) и площадью листовой пластинки (x) получено такого же типа следующее уравнение: $y_{\text{теор.}} = 2,79 - 0,26x$. При этом M_y (т.е. K) = 1,50.

Отметим, что в известной популяции облепихи крушиновидной из Северного Таджикистана (бассейн реки Ягноб, $n = 70$ шт.) между CC и площадью листовой пластинки получено уравнение регрессии: $y_{\text{теор.}} = 2,16 - 0,45x$. В этом примере $M_x = 2,68 \text{ см}^2$; $M_y = 0,09$, т.е. CC здесь в 2,7 раза ниже, чем в забайкальской популяции. Для сравнения скажем, что в той же хорогской популяции облепихи ($n = 87$ шт.) были получены $M_x = 1,56 \text{ см}^2$; $M_y = 0,54$. То есть на Западном Памире показатель $CC = 0,54$ несоизмеримо выше, чем в Южном Тянь-Шане и в ягнобской популяции Таджикистана.

Даже с учётом мелколистности хорогской облепихи *СС* в этой популяции превышает *СС* в ягнобской популяции в 3,5 раза.

В биологии растений издавна используются показатели водного режима и засухоустойчивости листьев (водоудерживающая способность, дефицит насыщения, относительный тургор и ряд др.). Первый показатель означает водопотери воды при лабораторном подсушивании листьев, других органов растений. Но разные виды, сорта при этом имеют разную скорость водопотери. Чтобы можно было их сопоставлять, предложен для этого интегральный показатель водопотери, названный СДСВ – средняя дифференциальная скорость водопотери, учитывающий не только массу потерянной воды, но и длительность процесса завядания. Техническое обоснование показателя следующее [Авдеев, 2005а; Авдеев и др., 2006].

На каждом этапе последовательных взвешиваний (n) завядающих в лаборатории органов через интервалы времени $t = 1, 2, 4$ ч и т.д. после начала проведения опыта ($t = 0$, т.е. состояния полного насыщения органа водой) определяем массу потерянной воды (г за 1 ч). Для этого из значения сырой массы листа (органа) каждого этапа опыта ($P_0, P_1, P_2 \dots P_{n-1}$) вычтем сырую массу последующего этапа ($P_1, P_2, P_3 \dots P_n$) и получим значения $\Delta P_1, \Delta P_2, \Delta P_3 \dots \Delta P_n$. Затем эти значения, отнесённые к соответствующим промежуткам времени между последовательными этапами взвешивания ($\Delta t_1, \Delta t_2, \Delta t_3 \dots \Delta t_n$), суммируем. Формула приобретает следующий вид: СДСВ мг/г за 1 ч = $[(\sum (\Delta P_1 / \Delta t_1 + \Delta P_2 / \Delta t_2 + \dots \Delta P_n / \Delta t_n)) \times 10^3 / nP_0]$ (табл. 33). Исходя из динамичности процесса водопотери, конструкции показателя СДСВ, необходимо, чтобы при лабораторном завядании на начальных его этапах проводить наиболее частые взвешивания изучаемых органов растений. Ниже приводим расчёты на примере сорта Флорида земляники ананасной (*Fragaria × ananasa Duch.*).

Пример 37. На Оренбургской опытной станции садоводства и виноградарства была изучена засухоустойчивость большого ряда сортов земляники [Авдеева, 2007]. Приводим расчёт СДСВ (табл. 33).

Таблица 33 – Расчёт СДСВ у земляники сорта Флорида (2005 г.)

Масса 10 листьев, г		Масса 10 листьев после последовательных взвешиваний от начала опыта (P_0), г					СДСВ, мг/г за 1 ч
до насыщения	после насыщения, P_0	через 2 ч, P_1	через 4 ч, P_2	через 8 ч, P_3	через 12 ч, P_4	через 24 ч, P_5	
23,3	24,7	18,6	14,6	11,4	8,7	6,8	54,1

$$\text{СДСВ} = [(24,7 - 18,6) / 2] + (18,6 - 14,6) / 2 + (14,6 - 11,4) / 4 + (11,4 - 8,7) / 4 + (8,7 - 6,8) / 12 \times 10^3 / 5 \times 24,7 = 54,1 \text{ мг/г за 1 ч.}$$

Анализ других широко известных критериев засухоустойчивости показал, что обоснованными являются только те, где не используется при расчёте сухая масса органа. Так, обоснованным является показатель ДН – дефицит насыщения. Дело в том, что при завядании сухая масса органа также убывает, как и доля воды. Поэтому расчёты, например, водного дефицита (ВД), относительной тургоросцентности (ОТ) становятся неточными [Авдеев и др., 2006]. В данном примере (табл. 33) $ДН = (24,7 - 23,3) \times 100\% / 24,7 = 5,7\%$.

При ведении исследований в ботанике, особенно в фитоценологии, всегда возникает задача оценки жизнеспособности популяций растений. Для этого предлагали различные критерии (мощность, степень плодородия, возрастной состав особей и т.д.). В настоящее время выработали общую методику, по которой жизнеспособность ценопопуляций (ЖЦ) определяется жизнеспособностью (Ж) входящих в её состав особей [Ценопопуляции растений, 1976]. По этой методике Ж рассчитывают путём наложения мощности, темпов развития, продуктивности особей на их дифференциальную численность во время прохождения ими прегенеративного, генеративного и постгенеративного возрастных периодов (соответственно $Ж_{np}$, $Ж_{ze}$, $Ж_{no}$). Эти показатели видоспецифичные и устанавливаются экспериментальным путём. Чем они выше (размеры листа, число побегов и пр.), тем выше Ж данной особи. Для особей древесных растений более пригодны балльные (обобщённые) оценки Ж особи. Это связано с их сложностью строения, одновременным присутствием на особи как мощно развитых ювенильных, так и взрослых побеговых структур. В своё время предложена методика, в которой $Ж_{np}$ оценивают по 4-балльной шкале (от 0 до 3 баллов), $Ж_{ze}$ – по 5-балльной шкале (0–4 баллов), $Ж_{no}$ – по 2-балльной шкале (1 и 2 баллов). Введение нами нулевой жизнеспособности ($Ж = 0$), т.е. гибели разновозрастных особей после зимовки, засухи и т.п., является чрезвычайно важной частью характеристики ЖЦ [Авдеев, 2005б].

Пример 38. В 1980–1983 гг. в Центральном Таджикистане среди различных видов дикорастущих плодовых растений (облепиха, барбарис и др.) оценена Ж видов боярышника [Авдеев, 1984а]. Ниже на примере боярышника понтийского показан расчёт показателей ЖЦ (табл. 34).

При расчёте в таблице 34 условные обозначения показателей следующие: $P_{цен}$ – суммарный показатель ЖЦ; P_{max} – максимально возможная ЖЦ; $P_{отн}$ – относительный показатель ЖЦ; N – число изученных особей; $F_{цен}$ – средний балл ЖЦ (см. [Ценопопуляции растений, 1976]).

Таблица 34 – Показатели ЖЦ у *Crataegus pontica* C. Koch (1980 г.)

Прегенеративные особи, шт.				Генеративные особи, шт.					Постгенеративные особи, шт.	
Ж = 3	Ж = 2	Ж = 1	Ж = 0	Ж = 4	Ж = 3	Ж = 2	Ж = 1	Ж = 0	Ж = 2	Ж = 1
5	5			10	100	24	5	1	9	21
Расчёт показателей: $P_{отн} = 5 \times 3 + 5 \times 2 + 10 \times 4 + 100 \times 3 + 24 \times 2 + 5 \times 1 + 1 \times 0 + 9 \times 2 + 21 \times 1 = 457$; $P_{цен} = (5 + 5) \times 3 + (10 + 100 + 24 + 5 + 1) \times 4 + (9 + 21) \times 2 = 650$; $P_{отн} = 457 / 650 = 0,70$; $N = 180$ шт.; $F_{цен} = 457 / 180 = 2,54$ балла.										

Данные по другим дикорастущим плодовым видам Таджикистана показывают следующее. При систематическом сборе плодов облепихи на Западном Памире $P_{отн}$ и $F_{цен}$ снижаются в 1,4 раза (соответственно составляя 0,69 и 2,40 балла). На примере барбариса разнокистевидного (*Berberis heterobotrys* E. Wolf) показано, что прекращение порубок этого растения (местное население его заготавливает для получения ценной лекарственной смолы) названные показатели за 10 лет повышаются в 1,2 раза ($P_{отн} = 0,98$; $F_{цен} = 3,54$). Снижение показателей связано с падением численности прегенеративных и значительным снижением жизнеспособности генеративных особей [Авдеев, 1984а].

3.4 Показатели стабилизации количественных признаков в онтогенезе

Онтогенез, т.е. индивидуальное развитие организма, издавна является объектом исследования различных наук и научных направлений. Почти 80 лет назад И. И. Шмальгаузен [1982] изложил основы изучения онтогенеза, развив представления о типах корреляций у развивающихся организмов животных: геномных, морфогенетических, эргонических. В настоящее время эти представления полностью сохранились, однако были наполнены экспериментальными данными. Первый тип корреляций принято считать чисто генетическим, обусловленным плейотропией и сцеплением генов, два последних типа (из них особенно эргонический тип) относят к эпигенетическим корреляциям, развивающимся за счёт решающего влияния на организмы факторов внешней среды. Во время функционирования морфогенетических корреляций действуют процессы репрессии и дерепрессии генов, которые соответственно блокируют или запускают биосинтез белков. Конечно же, все эти типы корреляций функционируют одновременно, обеспечивая тем самым интеграцию и крайнюю сложность процессов онтогенеза [Северцов, 1987].

В отличие от животных, у растений процессы онтогенеза наиболее сильно зависят от влияния факторов внешней среды – температуры, длина дня, влажности и др., поэтому выявить «в чистом виде» влияние геномных корреляций у них затруднительно. Это влияние внешних факторов на онтогенез растений является крупной проблемой для растениеводства, но оно же предопределяет и целенаправленное агротехническое воздействие на их продуктивность, качество урожая [Усков, 1967; Куперман, 1973; Исаева, 1989; и др.]. У культивируемых сортов яблони (*Malus Mill.*) лишь на этапе дифференциации генеративных почек (IV этап органогенеза) установлена высокая связь этого процесса с генотипом (сортом) [Исаева, 1989]. Этот автор также отмечает, что у сортов яблони между сроком дифференциации таких почек, с одной стороны, их морозостойкостью, сроками окончания роста побегов, цветения, созревания плодов, с другой, есть корреляционная связь [Исаева, 1974, 1989]. Для ряда сортов плодовых растений (яблоня, груша, абрикос, смородина и др.) изучены различные связи биоэкологических и хозяйственных признаков (зимостойкость, устойчивость к болезням, урожайность, лёжкость при хранении плодов и т.д.) с факторами внешней среды (температура, солнечная радиация и пр.), при этом рассчитаны показатели корреляции, уравнения регрессии [Лосев, 1979; Белобородова, 1982]. Такие исследования проведены и для других культивируемых, дикорастущих растений [Зайцев, 1983].

В теоретической биологии при изучении онтогенетических признаков большое внимание уделяется системным (сложным) признакам, структурам. Внутри них можно выделить ряд вариантов соотношения целого (сложного) признака и его частей, компонентов [Суле, 1984]. Этот интерес к сложным признакам оказывается очень перспективным, ибо на этой основе, вкупе с методами термодинамики биосистем, можно наметить решение или разрешить ряд проблем генетики, селекции, теоретической морфологии, теории эволюции [Медников, 1971; Зотин, Криволицкий, 1982; Суле, 1984; Мазер, Джинкс, 1985; Авдеев, 2006в, 2013; и др.].

Вернёмся к изменчивости сложного признака. Их выделяют два типа, между которыми, конечно, существуют и промежуточные варианты.

При алломерии (не путать с аллометрической изменчивостью!), т.е. при полной независимости всех компонентов сложного признака (тогда их корреляции равны нулю), соотношение коэффициента вариации ($V\%$) со средним значением (M) и средним квадратичным отклонением (σ) будет составлять, исходя из теоретических представлений М. Суле [1984], следующую формулу: $V = 100\sigma \times \sqrt[3]{1/M}$ (этот автор даёт следующую сложную и не совсем точную формулу: $V = n^{-1/2}\sigma / M$, где n – число частей сложного признака, которую, конечно, нужно умножить ещё и на 100%). Поскольку

речь идёт об изменчивости сложного признака, возникшей под влиянием изменчивости двух независимых признаков, то, как отмечалось в примере 13 (см. раздел 3.1), здесь нужно применить известную теорему о дисперсии суммы случайных независимых величин (см. [Гинзбург, 1984; Кудрявцев, Демидович, 1985]). Только тогда, вычислив суммарную дисперсию сложного признака по сумме дисперсий каждого из имеющихся независимых признаков, а исходя отсюда установив значение σ сложного признака, и зная его значение M , войдя в обычную в биостатистике формулу $V\% = 100\sigma / M$, вычислим истинное теоретическое значение V сложного признака. Сравнительные расчёты по формуле М. Суле, нашему подходу и по только что приведённой последней формуле даны ниже (см. табл. 35–37 и текст), теперь же рассмотрим формулу расчёта второго типа изменчивости целого признака по его частям, предложенного М. Суле (см. табл. 35–37).

Эта формула учитывает другой крайний вариант взаимоотношений целого и его частей, а именно: компоненты сложного признака полностью скоррелированы (т.е. их корреляции близки к 1,0). Тогда V сложного признака ($V_{\text{сн}}$) представляет собой среднее значение (или близкое к нему) между V отдельных его частей [Суле, 1984]:

$$V_{\text{сн}} \leq \sum MV / \sum M.$$

Из этих же представлений [Суле, 1984] следует, что при частичной корреляции (от 0 до 1) между целым признаком и его частями реальная величина V сложного признака должна находиться между его значениями, которые вычисляются по двум вышеназванным формулам. Рассмотрим сказанное на конкретном примере.

Пример 39. Ранее отмечалось, что в 1981 г. изучен состав местных форм ореха грецкого в Центральном Таджикистане, в зоне создаваемой в ту пору Рогунской ГЭС (пример 34, раздел 3.3). Плод ореха грецкого – структура, состоящая из трёх компонентов: перикарпия (кожуры), эндокарпия (скорлупы) и зародыша (ядра). Массу кожицы трудно учесть, ибо при созревании плода она трескается, опадает, распадается на части. Поэтому расчёты проводили для семени этого растения – массы скорлупы и ядра. Помимо трёх 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 Айдере [Авдеев, 1997; и др.]. Результаты сведены в таблицу 35.

Из таблицы 35 видно, что фактические значения $V_{\text{сн}}$ (массы семени в целом) не противоречат формуле М. Суле ($V_{\text{сн}} \leq \sum MV / \sum M$), 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 $V_{\text{сн}} = 9,08$, а это совпадает с $V_{\text{теор.}} = 9,01$, т.е. тут расчёты 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, вычисляемым по формулам полной скоррелированности и независимости признаков, будучи ближе к одному или другому значению. Это же подтверждают 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 ($V = 100\sigma \cdot \sqrt[3]{1/M}$) или её аналог ($V = n^{-1/2}\sigma/M$) в данном случае полностью ошибочны. 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 изменяются от 5,60 до 9,24% (см. табл. 35).

Таблица 35 – Показатели изменчивости массы семени и её частей у форм и популяций ореха грецкого в Центральном Таджикистане (левобережье Вахша, 1981 г.) и на юге Туркменистана (Юго-Западный Копетдаг, бассейн Айдере, 1990 г.)

Масса в пересчёте на 1 плод							
скорлупы		ядра		семени 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 Айдере), 1990 г., 140 особей							
5,54	22,74	4,18	28,30	9,72	18,38	17,78	25,13

Примечание. В таблицах 35 и 36 гипотеза о полной независимости частей плода основана на расчётах по теореме о дисперсии суммы случайных независимых величин (см. выше текст); в гипотезе же о полной скоррелированности частей плода расчёты проведены по вышеприведённой формуле М. Суле [1984].

Итак, предлагаемый нами расчёт теоретического значения $V_{\text{сп}}$ на основе гипотезы независимости частей сложного признака по обычной в математике формуле дисперсии суммы случайных независимых величин является верным. Покажем технику этого расчёта на примере формы Р-01 из Таджикистана. У этой формы исходные данные следующие: по ядру $\sigma = 0,390$, тогда $\sigma^2 = 0,152$; по скорлупе $\sigma = 0,736$, тогда $\sigma^2 = 0,542$. По формуле суммы дисперсий получаем, что $0,152 + 0,542 = 0,694$. Отсюда вычисляем по семени (сложному признаку) $\sigma = \sqrt[3]{0,694} = 0,833$. Затем, зная, что у семени $M = 9,25$ (табл. 35), получаем $V = 0,833 \times 100\% / 9,25 = 9,01\%$. Расчёт теоретического значения $V_{\text{сп}}$ по гипотезе полной скоррелированности частей семени у формы Р-01 следующий. Из таблицы 35 берём необходимые данные и вычисляем так: $(4,69 \times 8,48 + 4,56 \times 8,55) / 9,25 = 8,47\%$.

Может возникнуть мнение, что выявленные формулы применимы не для всех типов плода, а являются особенностью сухого плода ореха. В этой связи такие же расчёты сделаны ниже для сочных плодов – яблока и костянки.

Пример 40. В 1988 г. в Юго-Западном Копетдаге, на склонах гор, обращённых к бассейну Сумбара, вблизи пос. Сайван изучали популяции дикорастущих видов боярышников понтийского и Никитина, в 1981–1984 гг. – боярышника понтийского в Центральном Таджикистане [Авдеев, 1997; и др.]. Плод боярышника – яблоко, составными частями которого являются мякоть (перикарпий) и затвердевший эндокарпий с семенами внутри (у яблони, груши семена – отдельная часть плода). В таблице 36 представлены расчётные данные по трём формам и популяциям в целом. Из этих данных следует, что фактические значения $V_{\text{сп}}$ у боярышника понтийского чаще ближе к значениям $V_{\text{теор}}$, указывающим на то, что изучаемые признаки значительно скоррелированы (некоторое исключение составляет форма № 19, но и, судя по ней, эта гипотеза не отвергается, ибо $7,16 < 9,12$). Итак, у изученных популяций боярышника понтийского независимость изучаемых признаков плода практически не выражена. У них, в отличие от ореха грецкого, отмечается и другая особенность: по массе мякоти, эндокарпия, плода V в популяции Южного 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 36 – 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 пересчёте на 1 плод							
мякоти		эндокарпия с семенами		плода в целом			
M, г	V, %	M, г	V, %	M, г	фактический	V, %	
						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

Пример 41. Аналогичные исследования в 1979–1988 г. проводили на дикорастущих популяциях миндаля бухарского в Таджикистане; у него тип плода – костянка. В таблице 37 приведены данные по одной из популяций, из которой следует, что фактическое значение V имеет промежуточное положение между значениями, получаемым по обеим формулам, и оно составляет в среднем около 23%, что вдвое выше, чем у мясистых плодов боярышника, однако близко к столь же сухим семенам ореха грецкого.

Таблица 37 – Показатели изменчивости семени плода и его частей у популяции миндаля бухарского в Южном Таджикистане (Афгано-Таджикская депрессия, западная часть хребта Кызылтау, 1980 г.)

Масса в пересчёте 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

Общеизвестно, что измеряемую методами биометрии внешнюю (фенотипическую) изменчивость признаков связывают с генотипом особи корреляционные связи в виде коэффициента корреляции (r). Используется, таким образом, лишь прямолинейная связь признаков при расчёте самых различных биостатистических показателей [Гинзбург, 1984; Жученко, 2012; и мн. др.]. Но в структуре r значительную его долю может занимать и экологическая (так называемая «ненаследственная», модификационная) часть. Б.М. Медников [1971] говорит, в этой связи, об избыточности (упорядоченности) фенотипа, которая определяется высокими значениями r (0,91 и выше). Эта избыточность возникает по двум основным причинам: плейотропность генов (её, явно, и имел в виду Б.М. Медников) или же сцепление генов в виде супергена [Смит, 1981; Мазер, Джинкс, 1985]. Но С. Оно [1973] называет и третью причину: локализация генов единого признака в разных хромосомах. Итак, речь идёт, по И.И. Шмальгаузену, о разных формах геномных корреляций. Их можно вычлениить, изучив корреляции признаков у отдельных особей, популяций. Так, если при плейотропности одного гена эти корреляции сохраняются у разных особей, популяций, то при сцеплении в виде супергена за счёт кроссинговера участков хромосом корреляции у особей из разных популяций изменяются. По теории М. Суле [1984], непрямолинейные связи (а они определяются через η – корреляционное отношение) указывают на канализацию (слабую изменчивость) признаков. Р.Л. Берг [1964] ещё раньше также отмечала, что канализация (стабилизация) признаков характеризуется низкими значениями r (тогда формируется ряд отдельных корреляционных плеяд) и V . Тем не менее, возникает неотложная необходимость уточнить соотношение этих трёх биостатистических показателей (η , r , V), ибо канализация понимается различно. Ссылаясь на К. Уоддингтона, под канализацией понимают чаще всего формирование

в онтогенезе особи одного варианта («стандартного, нормального») фенотипа (см. [Жученко, 2012]) или, наоборот, наличие в качестве модификаций одновременно нескольких фенотипов для разных сред обитания частей одной и той же особи (см. [Северцов, 1987]).

Пример 42. В таблицах 38 и 39 приведены значения корреляционных связей у частей семян ореха грецкого, миндаля бухарского и плода боярышника понтийского. Судя по значениям r , состав корреляционных плеяд признаков ($Сe$, $Ск$, $Яд$) у изученных форм различен, что позволяет считать, что они кодируются не плейотропно, а за счёт супергенов.

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 (табл. 35 и 38).

В популяции миндаля бухарского значения r ещё 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. 37 и 38).

Таблица 38 – Показатели связи признаков семени и его частей у ореха грецкого и миндаля бухарского ($Сe$ – семя в целом; $Ск$ – скорлупа; $Яд$ – ядро)

Вид, его местонахождение, отдельные формы	η , связи			r , связи		
	$Сe$ и $Ск$	$Сe$ и $Яд$	$Ск$ и $Яд$	$Сe$ и $Ск$	$Сe$ и $Яд$	$Ск$ и $Яд$
Орех грецкий, Центральный Таджикистан, популяция (табл. 35), в т.ч.	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 (табл. 37)	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 чётко, как и у предыдущих растений. Более того, плеяды сильно различаются даже у гео-

графических 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 σ , тем самым и V , т.е. изменчивости признака [Терентьев, Ростова, 1977; и др.]. Нужно отметить, что в Таджикистане различия между популяциями у этого боярышника по статистическим показателям тоже значительные. Так, в Кишрогской популяции (табл. 15, пример 13, раздел 3.1), 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. 39), имеющей 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.* [Авдеев, 1988, 1997].

Таблица 39 – Показатели связи признаков плода и его частей у боярышника понтийского ($Пл$ – плод в целом; $Мя$ – мякоть, $Эн$ – эндокарпий с семенами) и груши бухарской – *Pyrus bucharica Litv.* ($Пл$ – плод в целом; $Мя$ – мякоть; $Се$ – семена, зародыши)

Вид, его местонахождение, отдельные формы	η , связи			$г$, 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 (табл. 36), в т.ч.	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 (табл. 36)	0,56	0,96	0,50	+0,14	+0,90	+0,15
Груша бухарская, Центральный Таджикистан, западный склон Вахшского хребта, популяция	0,81	0,94	0,58	+0,65	+0,73	+0,25

Р. Л. Берг [1964] отмечала, что жёсткая 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. пример 42, табл. 38, миндаль бухарский). Однако при высоких значениях V плода и средних V семян тоже могут формироваться сильные плеяды (пример 42, Кишрогская популяция боярышника понтийского) и, наоборот, у того же вида боярышника в Гильканской популяции слабые плеяды наблюдаются у органов плода при $V = 13\%$ (см. табл. 36 и 39). Идеальный случай, следуя Р. Л. Берг, это полная независимость всех признаков (в первую очередь признаков продуктивности) и слабая их изменчивость, что означает тем самым полную автономию онтогенеза особи. Однако, вероятно, что таких случаев в природе и культуре не наблюдается вовсе. Из таблицы 36 видно, что масса плода у боярышника понтийского из Южного Туркменистана в 1,4 раза выше, чем самого крупноплодного боярышника понтийского из Таджикистана. В Туркменистане при массовом поедании цветков жуками во время цветения урожайность этого вида боярышника в 1,5–2 раза превосходит таковую в Таджикистане [Авдеев, 1997]. Из данных таблицы 39 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 растений связана 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 представляет соотношение показателей r и η . Как известно, коэффициент корреляции (r) показывает на 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 (η) показывает на долю в общем варьировании зависимой изменчивости одного признака от другого (y от x или, наоборот, x от y). Его квадрат (η^2) называют индексом детерминации, он выражает долю варьирования признака y от степени колебания признака x . Значения r отражают прямолинейные, а значения η – криволинейные (нелинейные) связи; при прямолинейности значения r и η совпадают по абсолютной величине [Лакин, 1973; Терентьев,

Ростова, 1977; Доспехов, 1985]. В биологической литературе часто констатируют, что нелинейные процессы и зависимости преобладают в живом мире, но не указывают на причины их существования. Так, А. А. Жученко [2012, с. 450–451] нелинейность ряда признаков у плода томата относит на влияние иных признаков плода же. Однако можно ли считать $r = +0,20$ по основному признаку достаточным проявлением линейности признаков? И ещё. Вполне возможно, что вычислив общеизвестный множественный r по целому ряду признаков, выявится их довольно высокая прямолинейная связь (см. [Авдеев, 2013]; примеры 32 и 34). Но важно отметить, что А. А. Жученко [2012, с. 462], обобщая литературу, приходит к выводу, что нелинейные связи признаков растений формируются чаще под влиянием факторов внешней среды. О том же, но с математической точки зрения, говорил ещё Э. Х. Гинзбург [1984, с. 27–28].

В биометрии для оценки существенности нелинейной связи чаще используют критерий линейности Блекмана [Терентьев, Ростова, 1977]:

$$(\eta^2 - r^2)n < 11,37, \text{ или } (\eta^2 - D)n < 11,37.$$

В литературе есть более сложные расчёты показателей нелинейной связи (см. [Лакин, 1973; Зайцев, 1984]), давшие применительно к нашим данным сходные результаты.

Пример 43. Используя данные таблиц 38 и 39, покажем расчёты на ряде значительно расходящихся значений η^2 и r^2 . Из таблицы 38 следует, что в популяции ореха грецкого из Таджикистана у масс скорлупы и ядра индекс детерминации (η^2) составляет $0,94^2 = 0,8836$; коэффициент детерминации (D) – лишь $0,32^2 = 0,1024$. Отсюда критерий Блекмана (KB) будет следующим: $(0,8836 - 0,1024) \times 22 = 17,19$, что больше, чем 11,37. Ещё больше различия отмечены по связи семени и его ядра в популяции миндаля бухарского (табл. 38): $\eta^2 = 0,95^2 = 0,9025$; $D = 0,03^2 = 0,0009$, тогда $KB = (0,9025 - 0,0009) \times 31 = 27,95$. В популяции боярышника понтийского из Туркменистана (табл. 39) по связи плода в целом и его мякоти получен $KB = 12,40$ ($\eta^2 = 1,0000$; $D = 0,4096$), что близко к 11,37. Однако же все оставшиеся 30 связей (табл. 38 и 39) показывают на их прямолинейность, KB был от 1,54 (у ореха грецкого) до 9,00 (боярышника понтийского). Превышение показателя KB в популяции над KB отдельных особей объясняется следующими причинами. Во-первых, это обусловлено структурой этого показателя (он прямо зависит от размера выборки, n). Во-вторых, обусловлено спецификой генотипа особей популяции, дающих различную норму реакции и изменяющих в ходе даже одного онтогенеза в ответ на колеблющиеся условия внешней среды корреляционный механизм формирования признака. В литературе на важность второй причины уже давно обращено внимание [Васильченко, 1970; Камшилов, 1972; Миклин, 1973; Гинзбург, 1984; и др.].

Итак, нелинейность связей в основном была получена в популяциях миндаля бухарского, ореха грецкого при высокой изменчивости частей семени, в первую очередь ядра. Тогда как связи внутри отдельных особей, отражающие метамерную (внутреннюю) изменчивость, прямолинейны. Это 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). Прямолинейность, т.е. генотипический контроль, и означает реальную стабилизацию признака в онтогенезе. То, что ядро (зародыш) семени сильно подвержено нелинейным связям, чрезвычайно зависит от факторов внешней среды и объясняет формирование в отдельные неблагоприятные годы феномена «пустых семян» (семена без зародыша).

Приведённые данные позволяют решать несколько иначе проблему стабилизации (автономии) онтогенеза. Как отмечалось выше, трудно найти факты того, чтобы онтогенез представлял собою «мозаику» независимых корреляционных плеяд, отделённых друг от друга низкими значениями V . В предельном же случае, по Р.Л. Берг [1964], 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. По нашим данным [Авдеев, 2013], 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 лишь метамерные одномерные признаки плода (V_e составляет 1,3–11,6%), но они гораздо выше у трёхмерного (объёмного) 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 тем самым к отсутствию криволинейности у экологических признаков. Поэтому прав был М.М. Камшилов [1972], который считал, что стабилизация признака достигается только его нахождением в составе сложных корреляционных плеяд. Б.М. Медников [1971], говоря о высокой упорядоченности (стабильности) живых систем, также связывал её с высокими внутри систем значениями r .

Приведём ещё примеры. В Таджикистане были изучены корреляции, отражающие связи частей плода у боярышника понтийского в разных его популяциях. Для этого рассчитывали тот же коэффициент Бравэ-Пирсона (r). Установлено, что низковарьирующими во всех популяциях являются признаки «диаметр чашечки, длина её чашелистиков и диаметр семенного гнезда у плода» (V_{ph} составил от 5,4 и до 10,7%). При этом в Гилькентской популяции последний из названных признаков оказался самостоятельным, образовав собственную плеяду ($P < 0,001$ и в среднем $r < 0,3$ с другими признаками). Но в Новабадской популяции (как и в других) этой плеяды

нет, r был вдвое больше [Авдеев, 1988б]. Рассчитываемые r представляют собой, как известно, прямолинейную фенотипическую связь признаков у отдельных особей (т.е. это r_{ph}) с таким же варьированием (V_{ph}), поэтому были исчислены r_e , а также η и KB . 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 составил 0,82, η был 0,91, отсюда KB 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. [Авдеев, 1988б; табл. 13, пример 15]). Кроме того, в те же годы исследовали корреляцию признаков эндокарпия (семена, 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 жёсткую плеяду, где r_{ph} колебался 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% [Авдеев, 1988а].

Всё это говорит о том, что так называемые «автономные признаки» вообще не имеют низких значений V , они очень зависимы от влияния среды. При этом нужно учесть, что в качестве их изучали одномерные и счётные признаки – размеры и число органов [Берг, 1959; и др.]. Первые из них, как известно из биометрии [Лакин, 1973], варьируют в 3 раза меньше, чем признаки объёмные (трёхмерные). В самом деле, у вышеназванных видов плодовых растений масса плода как трёхмерный признак имеет V_e в 2,0–3,5 раза больше, чем его же длина, ширина, диаметр и т.п. [Авдеев, 2013]. Как исключение укажем на изменчивость признаков у облепихи, где V_e длины семени (одномерного признака) составляет 3–9%, масса 100 семян (очень мелких, трёхмерный признак) бывает 1–5% и менее (пример 9, табл. 9–11, раздел 2.2). Эти данные на растениях не подтверждают закономерность, полученную на животных, что V обратно пропорционален M [Суле, 1984]. Очевидно, что существуют виды растений, у которых изменчивость ряда как одномерных, так и трёхмерных признаков сильно детерминирована геномом, слабо зависит от экологических факторов (пример – облепиха).

У растений наиболее обычной возникает следующая ситуация с количественными признаками [Камшилов, 1972; Авдеев, 2013]. В жёсткую

плеяду связаны не только низковарьирующие одномерные признаки (размеры частей плода и т.д.), но и сильноварьирующие признаки (масса плода, продуктивность растений). Это обусловлено кодированием этих признаков генными кластерами (в т.ч. супергенами) или же, что, видимо, реже, плейотропно, моногенно.

Контрольные вопросы

1. Можно ли разделить количественные признаки на стабильные (по типу качественных признаков) и лабильные, экологически зависимые признаки? Приведите примеры. (Ответ: можно. Пример таких стабильных признаков – изменчивость признака «длина венчика цветка» у табака, пример же лабильных признаков – «длина початка у кукурузы»).

2. Как статистически быстро в коллекции клональных растений выявить, какие сорта, формы растут в сходных условиях по изучаемому количественному признаку? [Ответ: нужно вычислить их внутриклоновые дисперсии по изучаемому количественному признаку. Тогда те дисперсии, которые недостоверно различаются по критерию Фишера (при $P > 0,05$), и говорят о сходстве экологических условий произрастания растений по данному признаку].

3. Кто впервые предложил формулу исчисления коэффициента дискриминации таксонов по количественным признакам? (Ответ: А. А. Любищев).

4. Назовите показатели, которые можно использовать при сопоставлении таксонов на электрофореграммах запасных белков семян цветковых растений. (Ответ: коэффициент подобия Жаккара, коэффициент сходства Чекановского, критерий Фишера хи-квадрат).

5. В чём основное преимущество показателя «коэффициент сходства Чекановского»? (Ответ: в том, что различия таксонов можно достоверно оценить с помощью обычного статистического критерия Фишера).

6. Как называется Первый закон популяционной генетики? (Ответ: закон Кастла-Харди-Вайнберга).

7. Можно ли по известному уравнению закона Кастла-Харди-Вайнберга вычислить частоты генов и генотипов в случае доминирования одного из признаков? Объясните это с помощью формул. (Ответ: можно вычислить, но только лишь частоты генных аллелей. Дело в том, что в этом уравнении частота рецессивной гомозиготы точно равна q^2 , а отсюда, извлекая корень квадратный из q^2 , всегда вычислим частоту q . Тогда $1 - q = p$, получаем частоту доминантного аллеля. Из элементарного курса генетики известно, что при полном доминировании аллеля по внешним признакам гетерозигота и доминантная гомозигота не отличаются, поэтому их частоту невозможно подсчитать).

8. Если в популяциях по признаку нет соответствия частот генотипов закону Кастла-Харди-Вайнберга, означает ли это, что признак генетически

не обусловлен? (Ответ: это означает, что признак генетически обусловлен, но на распределение кодирующих его аллелей действуют какие-то факторы эволюции, например, естественный отбор).

9. Каким генным механизмом обусловлен аллометрический (или он же – соотносительный) рост органов растений? (Ответ: он обусловлен плейотропным, или множественным, действием генов, когда один ген кодирует сразу несколько признаков в фенотипе).

10. Почему коэффициент корреляции всегда ниже корреляционного отношения? (Ответ: Это связано с тем, что корреляционное отношение учитывает не только чисто генетическое варьирование, но и варьирование, обусловленное влиянием внешней среды).

11. Является ли статистическая недостоверность коэффициента корреляции свидетельством отсутствия корреляционной связи? (Ответ: достоверность коэффициента корреляции зависит от размера изучаемой выборки. Обычно низкие значения коэффициентов корреляции в самом деле недостоверны, но в ряде случаев увеличение выборки увеличивает их абсолютную величину и обеспечивает достоверность).

12. Как называется изменчивость и корреляции признаков, которые вычисляют внутри отдельной особи или клона? (Ответ: названия разные: метамерная изменчивость; внутриклоновая изменчивость; экологическая, или паратическая, изменчивость; модификационная изменчивость).

13. Как вы думаете, почему в систематике растений предпочитают использовать только качественные и слабо варьирующие количественные признаки? (Ответ: это связано с тем, что они весьма стабильны в своём проявлении по фенотипу, присущи все особям данного таксона растений).

14. Почему жёсткие корреляционные плеяды обеспечивают слабое варьирование признаков, входящих в эти плеяды? (Ответ: это связано с тем, что такие признаки кодируются плейотропно или кластером – группой тесно сцепленных в хромосоме генов).

15. Что означает «стабильный онтогенез»? (Ответ: стабильный онтогенез означает слабую зависимость, низкое варьирование основных признаков под влиянием изменчивой внешней среды).

Учебные задания

1. Используя данные таблиц 23 и 24, рассчитайте приспособленность и все необходимые при этом показатели (см. табл. 25) по типу кроны у облепихи по реке Висхарви и по окраске плода по реке Шахдара на основе представлений Дж. Айалы.

2. Рассмотрите уравнения регрессии аллометрического роста листьев в приложении 3. Укажите в любых из этих приведённых уравнений на логарифмы константы начального роста и аллометрической константы.

ГЛАВА 4

МЕТОДЫ, ПРИМЕНЯЕМЫЕ ПРИ РАЗМНОЖЕНИИ РАСТЕНИЙ

При размножении растений решают основную задачу – разработать комплекс технологических приёмов, направленных на выращивание из семян или вегетативных органов стандартного, качественного посадочного материала в питомнике. Поэтому биометрические методы, применяемые в этом случае, являются общепринятыми, известными. При размножении растений можно выделить следующие группы применяемых методов.

Это, во-первых, методы, с помощью которых можно оценить такие важные технологические показатели, как всхожесть семян, укореняемость черенков, приживаемость прививок и саженцев. Простейшими из них являются методы расчёта среднего значения и ошибки доли признака по типу альтернативного распределения, расчёт доверительного интервала всхожести, укореняемости, приживаемости. Более сложный метод – это дисперсионный анализ опытных данных.

Во-вторых, это методы, призванные оценить достоверность различий по вариантам полевого опыта, где изучают особенности роста и развития отдельных размножаемых сортов и форм (генотипов), воздействие на них агротехнических факторов (удобрений, схем посева семян, размещения растений в поле, влияние предшественников в севообороте и др.). Здесь в основном используется метод дисперсионного анализа.

В-третьих, это методы, которые направлены на биометрическую характеристику растений (сеянцев, вегетативно размноженных саженцев). К ним относятся расчёты среднего значения признака (высоты, толщины, количества ветвей, корней и т.д.), а также всех сопутствующих при этом показателей – ошибка среднего значения, коэффициент вариации и т.п.

В-четвёртых, в питомнике, так и в садовом или лесном насаждении, изучая статистическое распределение подопытных растений по признакам (например, по их высоте, длине лидирующего побега), можно выявить, растут ли растения в благоприятных, оптимальных условиях для своего существования или нет? Это вовсе не праздный вопрос, поскольку при сортоиспытании разные сорта (т.е. генотипы) могут быть поставлены пусть в равные условия полевого опыта, однако далеко не в оптимальные для каждого из них, что обесценивает саму идею полевого сортоиспытания [Авдеев, 2006б]. Для ответа на этот вопрос нужно выяснить, подчиняется ли распределение изучаемого признака (высота растения, длина побега) закону Гаусса или же по изучаемому признаку отмечена достоверная асимме-

трия? При положительной асимметрии можно сказать, что данный вариант опыта находится вовсе не в оптимальных условиях произрастания, а на самом деле в пессимальных [Перфильев, 1969]. Выше (пример 5) приведён случай асимметрии по массе плода у миндаля обыкновенного, обладающего хорошей жизнеспособностью и продуктивностью. Но это есть пример из природных условий, когда какой-то негативный фактор привёл сначала к измельчанию плодов миндаля, а затем за счёт мутаций и естественного отбора началась элиминация мелкоплодных и закрепление появляющихся крупноплодных особей этого вида миндаля.

Среди древесных плодовых растений крупные исследования в СССР по семеноводству (качество семян, энергия прорастания и т.п.) велись с облепихой крушиновидной [Елисеев, Фефелов, 1980; Фефелов, Елисеев, 1986; и др.]. Во-первых, было установлено, что облепиха из горного Алтая (Западная Сибирь) сохраняет высокую всхожесть семян (до 50–90%) даже после 3,5 лет после их сбора. В первые 10 суток после проращивания в лаборатории при температуре +18...+22°C семена прорастали на 6–92%, а проросшие семена появлялись на 3–8 сутки. Однако период прорастания растягивался до месяца, окончательная энергия прорастания составила 51–94% в зависимости от подопытных форм. У облепихи из других регионов (районы всего Кавказа, Южный Казахстан, дельта Дуная близ г. Одесса) хорошей всхожестью обладали семена, испытанные через 4 месяца и через 1,5 года. За первые 10 суток энергия прорастания составила 0–62% (для форм юга Казахстана она была 0,5–81%), а первые проросшие семена появлялись на 4–13 сутки. Окончательное прорастание семян составило 36–99%. Ниже представлены данные по прорастанию семян облепихи Западного Памира, рассчитаны показатели изменчивости этого процесса.

Пример 44. Установлено, что семена бадахшанской облепихи, собранные в высокогорье (Юго-Западный Памир, верховья Пянджа, близ кишлака Лянгар, 3000 м н.у.м.), не прорастают, если их проращивают в лаборатории через 15–17 суток после сбора (при температуре 20...22°C). Однако прорастают семена прошлогодние и месячной давности при той же температуре следующим образом: в первые 10 суток – на 9–25%, на 15 сутки – на 11–80% (они хранились сухими в лаборатории); семена, стратифицированные 17 суток в холодильнике при 0 и +2°C, проросли соответственно на 10–60% и 40–84%. Окончательная прорастаемость их составила на 24–25 сутки соответственно 11–90% и 92–99%. Если же семена стратифицировать 20 суток в холодильнике при самых различных вариантах температуры (+5°C; +10°C; – 5°C), то через 5 суток они прорастают на 47–65%, ещё через 2–6 суток заканчивают прорастание, составившее 83%. В контрольном варианте (без стратификации) через 5 суток проросло 10%, на 11 сутки – только 65% семян. Таким образом, семена бадахшанских форм облепихи

прорастают быстрее, чем семена облепихи из других регионов Евразии, но окончательная прорастаемость у них близка. Если же семена бадахшанской облепихи стратифицировать, то они ускоряют в 1,5–2 раза прорастание, давая за 3,5 недели такую же высокую прорастаемость, как и другие формы евразийской облепихи.

Оценку процесса прорастания семян можно отразить с помощью расчёта показателей альтернативной изменчивости (гл. 2, пример 12). Для этого в таблице 40 использованы данные по прорастаемости семян одних и тех же форм бадахшанской облепихи в упомянутом выше опыте без стратификации (контрольный вариант) и со стратификацией в течение 17 дней при температуре около 0°C.

Таблица 40 – Статистическая оценка прорастаемости семян облепихи крушиновидной, разных лет и мест сбора, при разной их предпосевной подготовке

Оценка прорастаемости через 20 суток					Оценка прорастаемости через 25 суток						
в долях признака					в штуках	в долях признака					в штуках
p	q	σ	m_p	V	$M \pm m$	p	q	σ	m_p	V	$M \pm m_M$
Семена высеяны без стратификации, сухими											
Юго-Западный Памир, долина Пянджа, близ кишлака Абхарв, 1976 г.											
0,11	0,89	0,31	0,03	62,6	11,0±3,1	0,11	0,89	0,31	0,03	62,6	11,0±3,1
Северо-Западный Памир, долина Ванча, близ кишлака Сутварг, 1977 г.											
0,60	0,40	0,49	0,05	98,0	60,0±4,9	0,84	0,16	0,37	0,04	73,4	84,0±3,7
Юго-Западный Памир, верховья долины Шахдары, 1977 г.											
0,71	0,29	0,45	0,04	90,8	71,0±4,5	0,90	0,10	0,30	0,03	60,0	90,0±3,0
Семена высеяны после стратификации в течение 17 суток при температуре около 0°C											
Юго-Западный Памир, долина Пянджа, близ кишлака Абхарв, 1976 г.											
0,65	0,35	0,48	0,05	95,4	65,0±4,8	0,99	0,01	0,10	0,01	19,8	99,0±1,0
Северо-Западный Памир, долина Ванча, близ кишлака Сутварг, 1977 г.											
0,88	0,12	0,32	0,03	65,0	88,0±3,2	0,92	0,08	0,27	0,03	54,2	92,0±2,7
Юго-Западный Памир, верховья долины Шахдары, 1977 г.											
0,65	0,35	0,48	0,05	95,4	65,0±4,8	0,98	0,02	0,14	0,01	28,0	98,0±1,4

Поясним расчёты на одном лишь примере. На юго-западе Памира, в верховьях долины Шахдары, в 1977 г. были собраны семена. Отсчитали из них 100 шт., из которых за 25 суток опыта проросли 98 шт., а 2 шт. не проросли. Отсюда доля проросших $p = 0,98$, доля же непроросших семян $q = 1,00 - 0,98 = 0,02$. Вычисляем $\sigma = \sqrt[3]{0,98 \times 0,02} = 0,140$; тогда $m_p =$

$\sqrt[3]{0,98 \times 0,02 / 100} = 0,014$, а соответственно $V = 2 \times 0,140 \times 100\% = 28,0\%$. Теперь можно исчислить m не в доле признака, как это сделано, а в числе семян (штук). Тогда получаем $m_p = \sqrt[3]{0,98 \times 0,02 \times 100} = 1,4$ шт. Запись числа проросших семян такова: $98,0 \pm 1,4$ шт. (см. табл. 40).

Как и по прорастаемости семян, можно так же оценить результаты размножения растений вегетативным путём.

Пример 45. В 1983–1985 гг. на юго-востоке горного Таджикистана (Кулябская область) в Агропромобъединении «Ховалинг» МСХ СССР на созданном тогда же питомнике разрабатывали технологию выращивания привитых саженцев ореха грецкого и плодовой шелковицы (тутовника, *Morus alba L.*); подвоями служили местные формы этих же растений. Полученные методом настольной прививки в прививочной мастерской в зимнее время однолетние прививки высаживали в конце мая в питомник для дорастивания до саженцев. Закладку опыта проводили по принятой методике [Доспехов, 1985], повторность опыта – шестикратная, в каждом повторении по ореху грецкому высаживали по 50–60 шт. готовых прививок, по тутовнику – 100 шт. В дальнейшем же на подопытных растениях изучали все необходимые показатели – приживаемость, изменчивость биометрических признаков [Авдеев, 1987]. В таблице 41, используя альтернативные показатели, приведены результаты оценки полученных данных.

Таблица 41– Статистическая оценка приживаемости прививок ореха грецкого по альтернативным показателям (1984 г.)

Приживаемость прививок в долях признака					Приживаемость прививок в штуках	
p	q	σ	m_p	V	$M \pm m_M$	$m_M\%$
Оценка по отдельным делянкам-повторениям, где прижилось 64–93% растений от числа прививок в мастерской (96–132 шт.)						
0,66	0,34	0,47	0,04	94,8	$112,0 \pm 6,2$	5,5
0,64	0,36	0,48	0,04	96,0	$96,0 \pm 5,9$	6,1
0,93	0,07	0,25	0,02	50,0	$120,0 \pm 2,9$	2,4
0,86	0,14	0,35	0,03	64,9	$132,0 \pm 4,3$	3,2
Оценка по всему опыту (460 живых растений, средняя приживаемость – 76%)						
0,76	0,24	0,43	0,02	85,4	$460,0 \pm 10,5$	2,3

Примечание. $m_M\%$ – относительная точность опыта, Рассчитывается таким образом: $m_M\% = m_M \times 100\% / M$. Например, $6,2 \text{ шт.} \times 100\% / 112,0 \text{ шт.} = 5,5\%$.

Из приведённых данных видно, что при учёте приживаемости прививок по всему опыту (602 шт. прививок было сделано, из них 460 шт. прививок прижилось) повышается точность опыта (2,3% по всему опыту в сравнении с 2,4–6,1% по отдельным вариантам опыта).

Пример 46. На том же опыте по ореху грецкому и тутовнику в осень 1984 г. оценивали выход саженцев (табл. 42–45). Эти расчёты, выполненные по схеме Б. А. Доспехова [1985], интересны тем, что данные по ореху грецкому и тутовнику совершенно противоположны. И дело не только в том, что по выходу саженцев формы ореха грецкого достоверно различаются ($P < 0,001$), сорта тутовника не различаются ($P > 0,05$), а в том, что в варьировании этого признака у тутовника вдвое преобладают случайные факторы (ошибки) над факторами вариантов (сортов). У ореха грецкого фактор случайности составляет в варьировании лишь около 0,5%. Поскольку все эти растения выращивали в одном полевом опыте, на одном участке, эти случайные факторы нужно отнести к особенностям прививок тутовника. У них, в отличие от ореха грецкого, каллюс развивается не столь мощным, что приводит к их массовому выпадению в поле от действия случайных факторов [Авдеев, 1987].

Таблица 42 – Анализ выхода двухлетних саженцев ореха грецкого от числа прививок, % (1984 г.)

Вариант опыта (отборная форма ореха), l	Повторности опыта, n						Σвариантов	$X_{cp.}$
	1	2	3	4	5	6		
Форма Ф-35	47,6	51,5	54,3	52,5	56,5	56,5	318,9	53,15
Форма Ф-34	56,7	63,6	66,3	67,7	67,7	67,7	389,7	64,95
Σ повторений	104,3	115,1	120,6	120,2	124,2	124,2	708,6	59,05

Примечание. Σ – здесь и во всех таблицах означает знак суммы.

Расчёты ведутся следующим образом. Сначала вычисляют $N = l \times n = 2 \times 6 = 12$. Затем рассчитывают корректирующий фактор (поправку) $C = 708,6^2 / 12 = 41842,83$. После этого вычисляют виды варьирования признака. $C_{общее} = (47,6^2 + 51,5^2 + \dots + 67,7^2) - 41842,83 = 569,83$. $C_{повторений} = (104,3^2 + \dots + 124,2^2) / 2 - 41842,83 = 142,26$. $C_{вариантов} = (318,9^2 + 389,7^2) / 6 - 41842,83 = 417,72$. $C_{остаточное} = 569,83 - 142,26 - 417,72 = 9,88$. В конце дается сводная таблица 43.

Средний квадрат по вариантам вычисляется так: $417,72 / 1 = 417,72$, он же по остатку вычисляется так: $9,88 / 5 = 1,98$. Фактическое значение критерия $F = 417,72 / 1,98 = 210,96$ (т.е. наибольшая дисперсия делится на меньшую). Теоретические значения F при разных уровнях значимости находят из таблиц (см., например, [Зайцев, 1984, с. 392–394]), при этом берут дисперсии с их же степенями свободы, т.е. для дисперсии вариантов $\gamma = 1$, а для дисперсии ошибки $\gamma = 5$. Эти и другие расчёты есть в соответствующей литературе (см. [Зайцев, 1984; Доспехов, 1985; и др.]).

Таблица 43 – Дисперсионный анализ результатов опыта по ореху грецкому

Виды варьирования (С)	Σ квадратов	Число степеней свободы, γ	Средний квадрат, σ^2	Критерий Фишера (F)		
				фактический	теоретический	
					0,01	0,001
Общее	569,83	$l \times n - 1 = 12 - 1 = 11$				
Повторений	142,26	$n - 1 = 6 - 1 = 5$				
Вариантов	417,72	$l - 1 = 2 - 1 = 1$	417,72	210,96	16,26	47,04
Остаточное (ошибка)	9,88	$11 - 5 - 1 = 5$	1,98			

Из вычислений видно, что $F_{\text{факт.}} > F_{\text{теор.}}$, т.е. $210,96 > 47,04$, поэтому различия между формами Ф-34 и Ф-35 по выходу саженцев в питомнике являются высокодостоверными ($P < 0,001$). Тогда нужно рассчитать ряд показателей. Из них $m_M = \sqrt[3]{1,98/6} = 0,57$; $m_M\% = 0,57 \times 100\% / 59,05 = 0,96\%$; средняя ошибка разности $Sd = \sqrt[3]{2 \times 1,98/6} = 0,81$; наименьшая существенная разность, она же $НСР_{001} = 0,81 \times 6,86 = \pm 5,6$ (где 6,86 – критерий Стьюдента, определяемый по γ дисперсии ошибки и $P = 0,001$; см. все формулы в литературе [Доспехов, 1985; и др.]). Из таблицы 42 видно, что по среднему значению выхода саженцев ($X_{\text{ср.}}$) изучаемые формы ореха грецкого различаются на $11,80\% = 64,95\% - 53,15\%$. Но $НСР_{001} = 5,6$, меньше этой величины, т.е. $11,8 > 5,6$. Отсюда вывод, что по выходу двухлетних саженцев форма Ф-34 высокодостоверно (на третьем уровне значимости, $P < 0,001$) отличается от формы Ф-35.

Данные по выходу саженцев тутовника и расчёт статистических показателей приведены в таблицах 44 и 45.

Таблица 44 – Анализ выхода однолетних саженцев тутовника от числа прививок, % (1984 г.)

Вариант опыта (местный сорт), l	Повторности опыта, n						Σ вариантов	$X_{\text{ср.}}$
	1	2	3	4	5	6		
Тутирахшак Калон	82,3	80,4	60,5	77,6	79,5	50,1	430,4	71,73
Сафедтут Ховалингский	71,8	75,4	61,1	59,3	55,7	75,4	398,7	66,45
Σ повторений	154,1	155,8	120,6	136,9	135,2	125,5	829,1	69,09

Опуская все аналогичные ореху грецкому расчёты, получаем в итоге следующее: $C = 57283,90$; $C_{\text{общее}} = 1343,57$; $C_{\text{повт.}} = 505,06$; $C_{\text{вар.}} = 83,74$; $C_{\text{ост.}} = 754,77$. При этом $F_{\text{факт.}} = 150,95 / 83,74 = 1,80$ (но не наоборот).

Таблица 45 – Дисперсионный анализ результатов опыта по тутовнику

Виды варьирования (С)	∑ квадратов	Число степеней свободы, γ	Средний квадрат, σ ²	Критерий Фишера (F)		
				фактический	теоретический	
					0,05	0,01
Общее	1343,57	11	122,14			
Повторений	505,06	5	101,01			
Вариантов	83,74	1	83,74	1,8	230,2	5764,0
Остаточное (ошибка)	754,77	5	150,95			

Из данных этих двух таблиц по тутовнику видно, что $F_{\text{факт.}} < F_{\text{теор.}}$, т.е. различия по выходу саженцев между двумя местными сортами тутовника являются недоказанными ($P > 0,05$). В этой связи выполнять расчёт приведённых выше дополнительных показателей (m_{MP} , НСР и др.) не имеет смысла.

Факт преобладания у саженцев тутовника остаточной дисперсии над общей дисперсией требует более подробного рассмотрения. Для этого устанавливаются не только лишь факт достоверности влияния факторов (вариантов) в опыте, но и сила их влияния. Однако в биологических исследованиях до сих пор, в т.ч. проводимым при финансировании Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ), оценку силы влияния считают по формуле Н. А. Плохинского [1970], признанной теоретически ошибочной [Урбах, 1968; Гинзбург, 1969]. В критических статьях авторов указывается, что наиболее адекватными оценками силы влияния (η_x^2) являются формулы, выведенные Ф. Миллсом, Дж. У. Снедекором и рядом других учёных. Так, в частности, Г. Ф. Лакин [1973] считает достаточно точной следующую формулу η_x^2 и её ошибки ($m\eta_x^2$):

$$\eta_x^2 = 1 - C_{\text{ост.}} / C_{\text{общее}} \times (N - 1) / (N - l);$$

$$m\eta_x^2 = (1 - \eta_x^2) \times (l - 1) / (N - l),$$

где $C_{\text{ост.}}$ и $C_{\text{общее}}$ есть соответственно остаточное и общее варьирование признака; $N = l \times n$, при этом l есть число градаций факторов (вариантов).

Пользуясь данными таблицы 45, сделаем расчёт по этим формулам.

Пример 47. Вычисляем силу влияния фактора изучаемых сортов тутовника: $\eta_x^2 = 1 - [754,77 / 1343,57 \times (12 - 1) / (12 - 2)] = 1 - 0,618 = 0,382$. Затем вычисляем ошибку силы влияния: $m\eta_x^2 = (1 - 0,382) \times (2 - 1) / (12 - 2) =$

$0,618 \times 0,1 = 0,062$. После этого рассчитываем критерий Фишера фактический: $F_{\text{факт.}} = 0,382 / 0,062 = 6,16$. По таблице [Зайцев, 1984, с. 392–394] находим табличное значение критерия Фишера, при этом за γ_1 берётся число степеней свободы для дисперсии ошибки ($\gamma_1 = 5$), за γ_2 – число степеней свободы для факториальной дисперсии, т.е. их суммы для вариантов и повторений ($\gamma_2 = 5 + 1 = 6$). Получаем, что при $P = 0,05$ ещё $F_{\text{табл.}} = 4,39$, а при $P = 0,01$ уже $F_{\text{табл.}} = 8,75$. Таким образом, влияние изучаемых сортов на выход саженцев достоверно только лишь при первом уровне значимости ($0,01 < P < 0,05$). Всё это объясняется указанным выше сильным влиянием случайных факторов. Так, из таблицы 45 видно, что доля остаточного варьирования высока и составляет 56,2% (расчёт: $754,77 \times 100\% / 1343,57$).

Ясно, что сниженная доля факториальной изменчивости связана с сильным варьированием данных по повторностям полевого опыта. Из этого может возникнуть мнение, что выход саженцев тутовника порядка 50,1% или 82,3% был определён ошибочно, как бы эти крайние данные не принадлежат вариационному ряду. Это легко проверить (см. [Зайцев, 1984, с. 10–11; пример 1]). Для даты 50,1% получаем следующее: $(60,5 - 50,1) / (80,4 - 50,1) = 0,343$; это меньше табличного, равного 0,428 ($P > 0,01$). Для даты 82,3% эти расчёты выглядят так: $(82,3 - 80,4) / (82,3 - 60,5) = 0,087$, т.е. точно так же $P > 0,01$. Таким образом, максимальные и минимальные данные по выходу саженцев тутовника не отклоняются от общего вариационного ряда изучаемых дат.

Если проанализировать данные таблиц 46 и 47 по тутовнику, то очевидно, что сопоставляемые в полевом опыте сорта имели в 1984 г., будучи однолетками, достоверную асимметрию по высоте саженца в питомнике. При этом у сорта Сафедтут Ховалингский асимметрия была положительной, т.е. условия роста для него были менее благоприятные, у сорта же Тутирашак Калон, наоборот, асимметрия отрицательная, т.е. условия более благоприятные. По этой причине более сильнорослый в 1,3 раза сорт Сафедтут Ховалингский (имевший шанс дать и больший выход саженцев) снизил в 1,1 раза выход саженцев (табл. 44). В итоге оба сорта в 1984 г. не выявили достоверных различий ($P > 0,05$). В следующем, 1985 г., выход двухлетних саженцев не изменился [Авдеев, 1987]. Однако у сорта Сафедтут Ховалингский в среднем в 1,5 раза стали выше ростовые процессы у низкорослых саженцев, приведшее к ликвидации асимметрии по высоте, а их распределение стало близко к гауссовскому (табл. 46). У сорта Тутирашак Калон ростовые процессы в 1985 г. возросли в среднем в 2,5 раза, что ещё более усилило отрицательную асимметрию саженцев по высоте ($P < 0,01$). Из этих данных можно предположить, что 1985 г. был более, а 1984 г. являлся наименее благоприятным для этих сортов. Этот вывод, основанный лишь на статистической оценке результатов дисперсионно-

го анализа, хорошо подтверждается метеорологическими данными. Зима 1983–1984 гг. была суровой для горного Таджикистана, тогда подмёрзли саженцы грецкого ореха, а лето 1984 г. оказалось весьма жарким [Авдеев, 1987; Авдеев, Крекнина, 1987].

У изученных селекционных форм ореха грецкого в 1984 г. поведение саженцев было сходным: обе формы показали неблагоприятное влияние условий произрастания, так как по высоте установлена достоверная положительная асимметрия (табл. 48 и 49; прил. 5). Но в наиболее благоприятном 1985 г., близким к норме, распределение саженцев по высоте стало практически гауссовским ($P > 0,05$). В среднем у более сильнорослой формы ореха грецкого Ф-35 на 25% больше усилились ростовые процессы, особо выраженные у бывших низкорослых саженцев (в 4–5 раз больше, чем у крупномерных саженцев).

Как видим, асимметрия в высоте растений объясняет влияние не просто каких-то неблагоприятных условий произрастания [Перфильев, 1969], например, почвенного состава, а резкую смену по годам уровня метеорологических факторов. Это доказывается и тем, что саженцы возделывали на богатых горных коричневых почвах и на высоком агрофоне (заправка почвы высокими дозами перегноя, подкормка саженцев и др.). Тем не менее, очевидно, что несмотря на такие модификационные (чисто экологические) реакции поведение сортов и форм, т. е. генотипические особенности, по годам у них сохраняются.

Неравномерное (дифференциальное) развитие растений по годам выше было отслежено на вегетативно размноженных генотипах тутовника и ореха грецкого. Однако у каждого привитого растения этих видов была различной корневая система, ибо сорта и формы были привиты на сеянцы семенного происхождения. Но можно констатировать, что во всех случаях проявлялось влияние генотипа (сорта, формы), поскольку при улучшении условий произрастания (в 1985 г.) слаборослые саженцы резко усилили ростовые процессы. В этой связи имел интерес проследить поведение по годам самих сеянцев плодовых растений.

Пример 48. В 1982–1983 гг. в питомнике названного выше Агропром-объединения «Ховалинг» из семян местного лесхоза выращивали сеянцы ореха грецкого для их использования в качестве подвоев. В 1982 г. в питомнике Файзабадской зональной опытной станции Таджикского НИИ садоводства, виноградарства и овощеводства (ФЗОС ТНИИСВО) были выращены сеянцы миндаля обыкновенного из семян, завезённых в 1981 г. из Крыма, Никитского ботанического сада. Результаты выращивания их и других плодовых видов были опубликованы [Авдеев, 1986].

Таблица 46 – Распределение саженцев тутовника сорта Сафедут Ховалингский по высоте в одном и том же полевом опыте по годам и статистические показатели изменчивости

Распределение по каждому классу высоты саженцев (от 51 до 133 см) количества изученных саженцев (шт.)		Статистические показатели изменчивости саженцев по высоте									
Однолетние саженцы, 1984 г.											
51–63	64–76	77–89	90–102	103–115	116–128	129–141	M , см	σ , см	$m_{\text{мр}}$, см	V , %	As и его оценка
3	25	26	25	15	3	3	88,85	17,37	1,74	19,5	+0,554 0,01 < P < 0,05
Распределение по каждому классу высоты саженцев (от 120 до 189 см) количества изученных сеянцев (шт.)		Статистические показатели изменчивости саженцев по высоте									
Двухлетние саженцы, 1985 г.											
120–130	131–141	142–152	153–163	164–174	175–185	186–196	M , см	σ , см	$m_{\text{мр}}$, см	V , %	As и его оценка
8	10	14	28	17	15	8	159,43	18,28	1,83	11,5	-0,134 P > 0,05

Таблица 47 – Распределение саженцев тутовника сорта Тутирашак Калон по высоте в одном и том же полевом опыте по годам и статистические показатели изменчивости

Распределение по каждому классу высоты саженцев (от 25 до 100 см) количества изученных саженцев (шт.)		Статистические показатели изменчивости саженцев по высоте									
Однолетние саженцы, 1984 г.											
25–35	36–46	47–57	58–68	69–79	80–90	91–101	M , см	σ , см	$m_{\text{мр}}$, см	V , %	As и его оценка
3	9	14	21	32	19	2	66,85	15,27	1,53	22,8	-0,490 0,01 < P < 0,05
Распределение по каждому классу высоты саженцев (от 110 до 160 см) количества изученных саженцев (шт.)		Статистические показатели изменчивости саженцев по высоте									
Двухлетние саженцы, 1985 г.											
110–120	121–131	132–142	143–153	154–164	165–175	176–186	M , см	σ , см	$m_{\text{мр}}$, см	V , %	As и его оценка
8	23	25	30	14	138,30	14,59	1,46	10,5	-0,601	P < 0,01	

Таблица 48 – Распределение саженцев ореха грецкого формы Ф-35 по высоте в одном и том же полевом опыте по годам и статистические показатели изменчивости

Распределение по каждому классу высоты саженцев (от 14 до 114 см) количества изученных саженцев (шт.)		Двухлетние саженцы, 1984 г.						Статистические показатели изменчивости саженцев по высоте					
		27–39	40–52	53–65	66–78	79–91	92–104	105–117	M, см	σ , см	$m_{\text{кр}}$, см	V, %	As и его оценка
26	30	10	5	4	4	3	3	41,34	24,54	2,66	59,4	+1,37	P < 0,001
Трёхлетние саженцы, 1985 г.													
Распределение по каждому классу высоты саженцев (от 120 до 210 см) количества изученных саженцев (шт.)		Двухлетние саженцы, 1984 г.						Статистические показатели изменчивости саженцев по высоте					
		120–135	136–151	152–167	168–183	184–199	200–215	M, см	σ , см	$m_{\text{кр}}$, см	V, %	As и его оценка	
12	14	36	18	16	4		163,34	21,23	2,12	13,0	+0,079	P > 0,05	

Таблица 49 – Распределение саженцев ореха грецкого формы Ф-34 по высоте в одном и том же полевом опыте по годам и статистические показатели изменчивости

Распределение по каждому классу высоты саженцев (от 10 до 105 см) количества изученных саженцев (шт.)		Двухлетние саженцы, 1984 г.						Статистические показатели изменчивости саженцев по высоте					
		10–22	23–35	36–48	49–61	62–74	75–87	88–100	101–113	M, см	σ , см	$m_{\text{кр}}$, см	V, %
25	44	14	7	6	2	1	1	34,20	14,91	1,49	43,6	+2,86	P < 0,001
Трёхлетние саженцы, 1985 г.													
Распределение по каждому классу высоты саженцев (от 90 до 150 см) количества изученных саженцев (шт.)		Двухлетние саженцы, 1984 г.						Статистические показатели изменчивости саженцев по высоте					
		90–100	101–111	112–122	123–133	134–144	145–155	M, см	σ , см	$m_{\text{кр}}$, см	V, %	As и его оценка	
2	8	19	31	24	16		129,65	13,75	1,38	10,6	-0,271	P > 0,05	

Из приведённых данных видно, что во все годы у ореха грецкого не наблюдалось достоверной асимметрии по высоте сеянцев, исключая вариант с густотой стояния через 8–10 см в ряду (метеоусловия тех лет были близки к типичным). У этого варианта в 1982 г. на 35% развились сеянцы с сильно разветвлённой корневой системой, что и привело к взаимному подавлению роста соседних сеянцев, т.е. к возрастанию доли низкорослых растений, асимметрии в распределении. У всех остальных вариантов с плотным стоянием сеянцев значительная их часть развивала стержневую корневую систему, что снижало конкуренцию, тем самым не подавляло ростовые процессы в надземной системе, не приводило к асимметрии. В 1983 г. асимметрия по высоте была недостоверной (недоказанной), кроме её проявления при очень густом посеве семян, в ленте (см. табл. 50). В приложении 6 и 7 даны более подробные данные по распределению признака «высота сеянцев» у ряда наиболее контрастных вариантов опыта у ореха грецкого и миндаля обыкновенного.

Таким образом, в обычные годы у сеянцев более всего проявилось в левом опыте неблагоприятство условий при густом стоянии растений в посеве, т.е. при их пищевой конкуренции. На саженцах же тутовника, ореха грецкого это не сказывалось, ибо росли они по одной схеме размещения. Тем не менее, можно убедиться, что на сеянцы годы также оказывают влияние. Для этого сравним достоверность различий дисперсий по критерию Фишера, используя пример 11 (см. выше). Так, если сопоставить оба года при густоте посева семян ореха грецкого через 4–5 см, получаем $F_{\text{факт.}} = 6,76$, т.е. $P < 0,001$. То же получаем при сравнении густоты через 7–8 см ($F_{\text{факт.}} = 5,08$), но при посеве через 8–10 см $F_{\text{факт.}} = 1,45$ ($0,001 < P < 0,01$), а при ленточном посеве $F_{\text{факт.}} = 1,14$, т.е. $P > 0,05$.

Результаты опытов по всхожести семян, укореняемости черенков, отводков и т.п., приживаемости прививок, окулировок, выходу саженцев в питомнике можно обработать статистически, если использовать формулы альтернативного распределения признака. Помимо приведённых ранее расчётных показателей (σ , m_p), необходимы сведения об исходном числе (n) подопытных объектов (посеянных семенах, высаженных на укоренение черенков и т.д.), количестве (m) выживших из них (взошедших семенах, укоренившихся черенках и т.д.). Далее уже рассчитывают доверительный интервал всхожести, укореняемости и т.д. при $P = 0,05$ по ряду формул. Используют чаще формулу обычного интервала доли признака (K):

$$K = 1,96m_p,$$

где 1,96 – нормированное отклонение ($t_{0,05}$) от среднего значения признака,

m_p – предельная ошибка доли признака, $m_p = \sqrt{p\% \times q\% / n}$, где p и q – частоты признака в %; $q\% = 100\% - p\%$.

Таблица 50 – Обобщённые биометрические показатели высоты однолетних семян плодовых растений в питомнике в условиях Центрального Таджикистана (1982 – 1983 гг.)

1982 г.					1983 г.					
Лимит признака, см	$M \pm m$, см	σ , см	V , %	As и его оценка	Лимит признака, см	$M \pm m$, см	σ , см	V , %	As и его оценка	
Орех грецкий (в питомнике АПО «Ховалинг»)										
Посев семян в ряду через 4–5 см										
11–29	$19,5 \pm 0,6$	4,94	25,3	+0,016	$P > 0,05$	$14,3 \pm 0,2$	1,90	13,3	+0,194	$P > 0,05$
Посев семян в ряду через 7–8 см										
11–29	$18,3 \pm 0,7$	5,08	27,7	+0,382	$P > 0,05$	$16,0 \pm 0,3$	2,66	16,6	+0,056	$P > 0,05$
Посев семян в ряду через 8–10 см										
11–28	$17,6 \pm 0,6$	4,78	35,3	+0,563	$0,01 < P < 0,05$	$18,1 \pm 0,6$	5,75	31,8	+0,194	$P > 0,05$
Посев семян в ряду через 20–25 см										
10–30	$20,9 \pm 0,5$	5,14	24,6	-0,060	$P > 0,05$	-	-	-	-	-
Посев семян лентой, между растениями в ленте 3–5 см										
9–20	$13,5 \pm 0,3$	2,29	17,0	+0,396	$P > 0,05$	$15,6 \pm 0,3$	2,45	17,9	+0,387	$0,01 < P < 0,05$
Миндаль обыкновенный (в питомнике ФЗОС)										
Посев семян в ряду через 3–4 см										
30–102	$60,9 \pm 2,8$	13,00	21,4	+0,340	$P > 0,05$	-	-	-	-	-
Посев семян в ряду через 5–6 см										
30–98	$60,8 \pm 2,8$	21,56	35,5	+0,626	$0,01 < P < 0,05$	-	-	-	-	-
Посев семян в ряду через 6–7 см										
37–110	$72,6 \pm 1,8$	14,16	14,2	+0,087	$P > 0,05$	-	-	-	-	-
Посев семян лентой, между растениями в ленте 3–5 см										
30–96	$63,4 \pm 1,8$	13,60	21,5	0,392	$P > 0,05$	-	-	-	-	-

Примечание. Особенности структуры опытов у ореха грецкого и миндаля обыкновенного (повторности, число изученных семян в них изложены в приложениях 6 и 7). Всхожесть семян ореха грецкого и миндаля была около 100%.

Считается, что эта формула не применима, если выборочные доли признака (p) низкие (20–30% и ниже) или слишком высокие, 70–80% и выше [Лакин, 1973; Терентьев, Ростова, 1977]. Если это случается, то K уточняют с помощью величины ϕ (ϕ) через ряд расчётов (см. [Лакин, 1973; и др.]) или же K непосредственно вычисляют по справочным таблицам [Терентьев, Ростова, 1977]. С этой же целью изданы математико-статистические таблицы [Янко, 1961]. Ниже даны результаты расчётов K по трём названным методам, независимо от экспериментально полученной доли выборки признака.

Пример 49. В 1980–1982 гг. в Центральном Таджикистане в питомнике проводили работы по размножению сортов граната (*Punica granatum L.*) и целого ряда других растений зелёными черенками [Авдеев, 1984б], форм ореха летней окулировкой (вегетативное размножение) и семенами. Для расчётов выбраны лишь немногие, контрастные данные, которые бы демонстрировали сходимость расчётов по обычной формуле, ϕ -методу и справочным таблицам (табл. 51). Из этих данных видно, что расчёты тремя способами различаются, но наиболее близки расчёты по формуле и ϕ -методу. Используемые справочные таблицы [Терентьев, Ростова, 1977, с. 127–129] ограничены по объёму, поэтому приходится цифры интерполировать, что и даёт несовпадения. Более точны и проще математико-статистические таблицы [Янко, 1961], апробированные при зелёном черенковании облепихи [Авдеев, 1976]. По первым двум способам приводим расчёты на примере семенного размножения ореха грецкого.

Таблица 51 – Расчёты статистических показателей и доверительного интервала доли альтернативного признака (при $P = 0,05$)

Подопытных объектов			Статистические показатели, %		Доверительный интервал (%) при расчёте по		
всего, шт., n	из них живых		σ	m_p	формуле $K = p \pm t_p$	ϕ -методу	справочной таблице
	шт., m	%					
1	2	3	4	5	6	7	8
Всхожесть семян ореха грецкого, 1980 г., селекционные формы							
ТХ-57							
333	309	92,8	25,85	1,42	92,8 \pm 2,8 90,0–95,6	89,9–95,4	88,8–89,6
АТ-2							
92	30	32,6	48,87	4,89	32,6 \pm 9,6 23,0–42,2	23,5–42,5	19,7–43,5
2-Д							
600	87	14,5	35,21	1,44	14,5 \pm 2,8 11,7–17,3	11,7–18,8	11,5–18,0

Продолжение таблицы 51

1	2	3	4	5	6	7	8
3-Д							
1433	675	47,1	49,92	1,32	47,1 ± 2,6 44,5–49,7	44,5–49,7	47,5–52,0
Выход летних окулировок ореха грецкого, 1980 г., селекционные формы							
1-С							
56	43	76,8	42,21	5,64	76,8 ± 11,1 65,7–87,9	64,9–86,9	72,0–93,0
1-Ф							
65	10	15,4	36,20	4,48	15,4 ± 8,8 6,6–24,2	7,7–25,1	8,8–33,0
Выход укоренённых зелёных черенков граната, 1981 г., сорта Али-Иса							
104	84	80,8	39,39	3,86	80,8 ± 7,6 73,2–88,4	72,8–87,8	65,0–92,0
Казаке Улучшенный							
101	26	25,7	43,70	4,35	25,7 ± 8,5 17,2–34,2	17,5–34,6	16,0–39,0
Выход зимних прививок тутовника, 1982 г., местные сорта Сечи							
142	85	59,8	49,03	4,11	59,8 ± 8,1 51,7–67,9	51,7–67,8	52,0–67,5
Тутирашак Калон							
133	19	14,3	35,01	3,04	14,3 ± 6,0 8,3–20,3	8,9–20,8	9,2–20,8

Всхожесть семян: $p = m \times 100\% / n = 309 \times 100 / 333 = 92,8\%$;

$\sigma = \sqrt[3]{92,8(100 - 92,8)} = 25,85\%$; $m_p = \sqrt[3]{92,8(100 - 92,8) / 333} = 1,42\%$.
 $K = 1,96 \times 1,42 = 2,8$, запись такова: $92,8 \pm 2,8\%$, тогда границы доверительного интервала равны 90,0% и 95,6% (первый способ).

Вычисляем $m_\varphi = 1,96 / \sqrt[3]{n} = 1,96 / 18,25 = 0,107$; по таблице [Лакин, 1973, с. 327–329] получаем, что $\varphi = 2,598$. По той же таблице нижняя граница $\varphi_1 = 2,598 - 0,107 = 2,491$, а верхняя граница $\varphi_2 = 2,598 + 0,107 = 2,705$, им соответствует нижняя граница всхожести, равная 89,9%, а верхняя граница всхожести семян составляет 95,4% (второй способ).

Как следует из таблицы 51, у разных форм и сортов в зависимости от вариантов опыта (технологии) могут значительно различаться, от низких до высоких показателей, всхожесть семян, приживаемость прививок, окули-

ровок, укореняемость черенков. В этом случае применимы различные способы расчёта доверительного интервала, но отчётливо видно, что расчёт К даёт не менее точные результаты, чем трудоёмкий фи-метод, при котором возможны ошибки в процессе вычислений.

Контрольные вопросы

1. Сколько времени после сбора семена облепихи из разных районов Евразии могут сохранять хорошую всхожесть? Каковы её различия сортов, форм по прорастаемости семян? (Ответ: могут сохранять всхожесть до 1,5 года после сбора, прорастает семян по сортам, формам от 11 до 99%).

2. Чем можно объяснить сильное влияние в поле случайных факторов на высаженные зимние прививки тутовника? (Ответ: можно это объяснить слабым развитием у зимних прививок тутовника каллюса).

3. Есть ли статистически достоверные различия сортов, форм ореха грецкого по выходу стандартных саженцев в питомнике? Чем это можно объяснить? (Ответ: такие достоверные различия существуют, это можно объяснить разной генетической основой изучаемых сортов, форм, т.е их разной реакцией на полевые условия произрастания).

4. Почему при расчёте критерия Фишера по выходу саженцев (табл. 43) дисперсию вариантов делят на дисперсию ошибки, а по выходу саженцев тутовника (табл. 45) наоборот? (Ответ: это связано со статистическим требованием при расчёте критерия Фишера делить более высокий показатель дисперсии на меньший показатель).

5. Имеют ли прямое отношение друг к другу показатель силы влияния фактора сорта (η_x^2) и индекс детерминации (η^2), если не имеют, то почему? (Ответ: нет, не имеют; первый вычисляют по результатам дисперсионного анализа, второй – при расчёте корреляции признаков, это просто сходные обозначения показателей).

6. Какой из показателей асимметрии свидетельствует о худших условиях произрастания растений – положительный или отрицательный? Какое же распределение величин количественных признаков говорит о благоприятстве условий произрастания? (Ответ: тот и другой показатель асимметрии, всё зависит от конкретного генотипа; в пользу благоприятных условий произрастания говорит распределение количественного признака по закону Гаусса, закону нормального распределения).

7. Судя по асимметрии признака «высота сеянца», можно ли выявить роль густоты стояния сеянцев как неблагоприятного фактора? (Ответ: да, по асимметрии этого признака можно судить о негативном действии на сеянцы густоты их стояния).

8. Исходя из данных таблиц 46–50 по асимметрии, какие растения – вегетативно размноженные или сеянцы – менее отзываются на ухудшении условий произрастания и почему? [Ответ: менее отзываются на худшие условия среды сеянцы, давая в основном распределение признака («высота сеянца») по Гауссу; это можно объяснить тем, что сеянцы – генетически разнообразнее популяция, нежели саженцы, где есть влияние привитого сорта (единого генотипа) на поведение привитого растения].

9. Используя данные таблицы 51, можно ли сказать в данном случае, что обычно применяемая формула интервала доли признака (K) даёт менее точные результаты по оценке всхожести семян, выходу окулировок, зимних прививок, укоренённых черенков? (Ответ: метод расчёта K даёт не менее точные результаты, чем трудоёмкий фи-метод, в т.ч. в случаях, когда результаты всхожести, выхода низкие или, наоборот, высокие).

10. Можно ли сказать, что расчёт K применим не только в случаях оценки всхожести семян, выхода привитых и укоренённых растений? (Ответ: да, он применим и во всех других случаях, так как K не зависит от технологий, процессов и т.д., а оперируют только с цифрами).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авдеев, В. И. Размножение облепихи крушиновой зелёными черенками в условиях Московской области: дис. ... канд. сельскохозяйственных наук / В. И. Авдеев. – М.: МСХА им. К. А. Тимирязева, 1976. – 134 с.
2. Авдеев, В. И. Полиморфизм и аллометрический рост листьев видов облепихи и лоха / В. И. Авдеев // Растительные ресурсы. – 1979. – Том XV. – Вып. 1. – С. 29–36.
3. Авдеев, В. И. Наследуемость массы плода у облепихи Таджикистана / В. И. Авдеев // Сборник научных трудов Горьковского сельскохозяйственного института. – Горький: ГСХИ, 1983а. – С. 38–40.
4. Авдеев, В. И. Новая таксономия рода облепиха – *Hippophae L.* / В. И. Авдеев // Известия АН ТаджССР. – Отделение биологических наук. – 1983б. – № 4. – С. 11–17.
5. Авдеев, В. И. Жизненность популяций некоторых дикорастущих плодовых культур / В. И. Авдеев // Охрана и рациональное использование растительного мира Таджикистана: тезисы докладов Республиканской научно-технической конференции по охране атмосферного воздуха и водных источников от загрязнения. – Секция «ботаника». – Душанбе: АН ТаджССР, 1984а. – С. 14–15.
6. Авдеев, В. И. Размножение черенками плодовых культур в условиях горного Таджикистана / В. И. Авдеев // Интенсивные способы выращивания посадочного материала садовых культур: сборник научных трудов. – М.: МСХА им. К. А. Тимирязева, 1984б. – С. 51–56.
7. Авдеев, В. И. Местная и интродуцированная облепиха в условиях горного Таджикистана / В. И. Авдеев // Сборник научных трудов Горьковского сельскохозяйственного института. – Горький: ГСХИ, 1985. – С. 46–51.
8. Авдеев, В. И. Влияние густоты стояния на выход и качество подвоев плодовых культур / В. И. Авдеев // Информационный листок ТаджНИИНТИ, 1986. – № 190–86. – С. 1–4.
9. Авдеев, В. И. Выращивание саженцев ореха грецкого и плодового тутовника настольной прививкой / В. И. Авдеев // Селекция и агротехника косточковых и семечковых культур: тематический сборник научных трудов. – Душанбе: Госагропром ТаджССР, 1987. – Том III. – С. 40–43.
10. Авдеев, В. И. Сравнительно-популяционная изменчивость признаков плода *Louiseania ulmifolia (Franch.) Pachom.* / В. И. Авдеев // Растительные ресурсы. – 1988а. – Том XXIV. – Вып. 1. – С. 19–26.
11. Авдеев, В. И. Популяционная изменчивость плодов *Crataegus pontica C. Koch* в Центральном Таджикистане / В. И. Авдеев // Растительные ресурсы. – 1988б. – Том XXIV. – Вып. 3. – С. 368–373.

12. Авдеев, В.И. Популяционная изменчивость *Amygdalus bucharica Korsh.* в Таджикистане / В.И. Авдеев // Проблемы эволюции, популяционной изменчивости и систематики растений: сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции. – Л.: ВИР. – 1991. – Том 139. – С. 15–22.
13. Авдеев, В.И. Изменчивость признаков среднеазиатских видов рода *Microcerasus Webb* / В.И. Авдеев // Растительные ресурсы. – 1992. – Том XXVIII. – Вып. 3. – С. 109–119.
14. Авдеев, В.И. Плодовые растения Средней Азии, их происхождение, классификация, исходный материал для селекции: дис. ... д-ра с.-х. наук / В.И. Авдеев. – СПб.: ВНИИР им. Н.И. Вавилова, 1997. – 326 с.
15. Авдеев, В.И. Введение в генетическое фиторесурсоведение / В.И. Авдеев. – Оренбург: ОГПУ, 1999. – 52 с.
16. Авдеев, В.И. Генетика растений с основами селекции / В.И. Авдеев. – Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2002. – 228 с.
17. Авдеев, В.И. Генетическая структура и уровни анализа таксономических признаков растений / В.И. Авдеев // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. – Оренбург: ОГПУ, 2004. – С. 55–62.
18. Авдеев, В.И. Сравнительный анализ засухоустойчивости видов древесных плодовых растений / В.И. Авдеев // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. – Серия естественные науки. – 2005а. – № 3. – С. 64–73.
19. Авдеев, В.И. Методологические аспекты изучения состава и жизненности ценопопуляций растений / В.И. Авдеев // Труды института биоресурсов и прикладной биологии. – Оренбург: ОГПУ, 2005б. – Вып. 5. – С. 20–24.
20. Авдеев, В.И. Биостатистическая оценка количественных признаков растений. 1. Стабильные и лабильные признаки / В.И. Авдеев // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. – Оренбург: ОГПУ, 2006а. – С. 14–19.
21. Авдеев, В.И. Методологические аспекты изучения изменчивости количественных признаков растений / В.И. Авдеев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2006б. – № 2. – С. 117–119.
22. Авдеев, В.И. К проблеме изучения термодинамических показателей в фитосистемах / В.И. Авдеев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2006в. – № 4. – С. 208–210.
23. Авдеев, В.И. Некоторые проблемы использования молекулярно-биологических и генетико-эволюционных методов в ботанике / В.И. Авдеев // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. – 2013. – № 1. – С. 1–11. [http: www.vestospu.ru](http://www.vestospu.ru)

24. Авдеев, В.И. Методы фитобиометрии. Распределение значений признаков в популяциях *Microcerasus Webb*, *Amygdalus L.*, *Louiseania Carr.*, *Armeniaca Scop. (Rosaceae)* в горной Средней Азии / В.И. Авдеев // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. – 2014а. – № 1. – С. 28–33. <http://www.vestospu.ru>
25. Авдеев, В.И. Белковые маркёры *Padellus mahaleb (L.) Vass.* и его межродовых гибридов / В.И. Авдеев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2014б. – № 6. – С. 49–52.
26. Авдеев, В.И. Термодинамика засухоустойчивости плодовых растений / В.И. Авдеев, З.А. Авдеева, Е.А. Быкова // Плодоводство: материалы международной научной конференции «Методическое обеспечение устойчивого развития современного плодоводства». – Республика Беларусь, Самохваловичи: БелНИИП, 2006. – Том 18. – Часть 2. – С. 125–129.
27. Авдеев, В.И. Биологические особенности облепихи / В.И. Авдеев, Б.С. Ермаков, В.В. Фаустов. – М.: Лесная промышленность, 1985. – С. 12–35.
28. Авдеев, В.И. Перспективы промышленного выращивания облепихи в Таджикистане / В.И. Авдеев, Л.И. Крекнина // Биология, селекция и агротехника плодовых и ягодных культур: сборник научных трудов Горьковского сельскохозяйственного института. – Горький: ГСХИ, 1987. – С. 26–33.
29. Авдеев, В.И. Новые данные по белковым маркёрам ряда дикорастущих видов злаков Крыма и Приуралья / В.И. Авдеев, А.Ж. Саудабаева // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. – 2014. – № 3. – С. 9–14. <http://www.vestospu.ru>
30. Авдеев, В.И. Состав проламинов у ряда культивируемых злаков Оренбуржья и проблемы белкового маркирования / В.И. Авдеев, А.Ж. Саудабаева, В.Д. Красавин // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2013. – № 5. – С. 25–29.
31. Авдеев, В.И. Аспекты эволюции и интродукции *Juglans regia L.* / В.И. Авдеев, Р.М. Хуснутдинов // Научное обеспечение адаптивного садоводства Уральского региона: материалы научно-практической конференции. – Екатеринбург: РАСХН, 2010. – С. 189–194.
32. Авдеева, З.А. Биологические особенности культиваров *Fragaria L.* в условиях Оренбургского Приуралья: автореф. дис. ... канд. биол. наук / З.А. Авдеева. – Оренбург: ОГАУ, 2007. – 22 с.
33. Айала, Ф. Дж. Введение в популяционную и эволюционную генетику. – М.: Мир, 1984. – 230 с.
34. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. – М.: Наука, 1983. – 279 с.
35. Белобородова, Г.Г. Агрометеорологические основы повышения продуктивности плодоводства / Г.Г. Белобородова. – Л.: Гидрометеоздат, 1982. – 168 с.

36. Берг, Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд / Р.Л. Берг // Вестник ЛГУ. – Серия биологическая. – № 9. – Вып. 2. – 1959. – С. 142–152.
37. Берг, Р.Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор / Р.Л. Берг // Применение математических методов в биологии. – Л.: ЛГУ, 1964. – Сборник 3. – С. 23–60.
38. Берг, Р.Л. Сопоставление внутривидовой и межвидовой изменчивости у вероник (род *Veronica*) / Р.Л. Берг, О.М. Калинин, Л.Д. Колосова // Журнал общей биологии. – 1973. – Том XXXIV. – № 2. – С. 216–226.
39. Вавилов, Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система / Н.И. Вавилов. – Л.: Наука, 1967. – 92 с.
40. Васильченко, И.Т. О генетической и таксономической значимости модификаций у растений / И.Т. Васильченко // Ботанический журнал. – 1970. – Том LV. – № 3. – С. 357–363.
41. Выханду, Л.К. Об исследовании многопризнаковых биологических систем / Л.К. Выханду // Применение математических методов в биологии. – Л.: ЛГУ, 1964. – Сборник 3. – С. 19–21.
42. Гинзбург, Э.Х. Сравнение оценок показателя силы влияния / Э.Х. Гинзбург // Генетика. – 1969. – Том V. – № 4. – С. 150–160.
43. Гинзбург, Э.Х. Описание наследования количественных признаков / Э.Х. Гинзбург. – Новосибирск: Наука, 1984. – 250 с.
44. Гинзбург, Э.Х. Использование фоновых признаков в разграничении генотипической и экологической изменчивости / Э.Х. Гинзбург, В.А. Драгавцев // Генетика. – 1970. – Том VI. – № 6. – С. 154–164.
45. Дишлер, В.Я. Определение коэффициента наследуемости количественных признаков гороха без смены поколений / В.Я. Дишлер, И.Д. Рашаль // Генетика. – 1973. – Том IX. – № 6. – С. 28–32.
46. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 352 с.
47. Драгавцев, В.А. О возможности элиминации межиндивидуальной средовой компоненты дисперсии при оценке коэффициента повторяемости у растений / В.А. Драгавцев // Генетика. – 1969. – Том V. – № 2. – С. 30–35.
48. Елисеев, И.П. Морфологическая и биохимическая изменчивость облепихи в Чечено-Ингушской АССР / И.П. Елисеев, В.А. Фефелов // Вопросы физиологии культурных растений в связи с интродукцией, селекцией и продуктивностью: труды Горьковского сельскохозяйственного института. – Горький: ГСХИ, 1980. – С. 95–100.
49. Жученко, А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации / А.А. Жученко. – М.: РАСХН, 2012. – 584 с.

50. Зайцев, Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1983. – 270 с.
51. Зайцев, Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
52. Зотин, А.И. Скорость и направление эволюционного процесса организмов / А.И. Зотин, Д.А. Кривоуцкий // Журнал общей биологии. – 1982. – Том XLIII. – № 1. – С. 3–13.
53. Исаева, И.С. Морфофизиология плодовых растений / И.С. Исаева. – М.: МГУ, 1974. – 136 с.
54. Исаева, И.С. Продуктивность яблони / И.С. Исаева. – М.: МГУ, 1989. – 152 с.
55. Камшилов, М.М. Фенотип и генотип в эволюции / М.М. Камшилов // Проблемы эволюции: сборник статей. – Новосибирск: Наука, 1972. – С. 28–44.
56. Ковердяева, И.В. Биологические особенности древесных растений-экзотов в условиях степной зоны Приуралья (на примере г. Оренбурга): автореф. дис. ... канд. биол. наук / И.В. Ковердяева. – Оренбург: ОГАУ, 2006. – 15 с.
57. Колосова, Л.Д. К вопросу о дивергенции корреляционных плеяд (на примере видов вероник) // Журнал общей биологии. – 1973. – Том XXXIV. – № 1. – С. 58–65.
58. Конарев, В.Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений / В.Г. Конарев. – СПб.: ВНИИР им. Н.И. Вавилова, 1998. – 376 с.
59. Конарев, В.Г. Белки семян в сортовой идентификации / В.Г. Конарев, Н.К. Губарева, Т.И. Пенева // Теоретические основы селекции. – М.: Колос, 1993. – Том 1 «Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции». – С. 136–175.
60. Кудрявцев, В.А. Краткий курс высшей математики / В.А. Кудрявцев, Б.П. Демидович. – М.: Наука, 1985. – 576 с.
61. Куперман, Ф.М. Морфофизиология растений (морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений) / Ф.М. Куперман – М.: Высшая школа, 1973. – 256 с.
62. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1973. – 344 с.
63. Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. – М.: Мир, 1978. – 384 с.
64. Ли, Ч.Ч. Введение в популяционную генетику / Ч.Ч. Ли // М.: Мир, 1978. – 555 с.
65. Лобашев, М.Е. Генетика с основами селекции / М.Е. Лобашев, К.В. Ватти, М.М. Тихомирова. – М.: Просвещение, 1979. – 304 с.
66. Лосев, А.П. Погода и урожай яблони / А.П. Лосев. – Л.: Гидрометеиздат, 1979. – 88 с.

67. Любищев, А.А. О применении биометрии в систематике / А.А. Любищев // Вестник ЛГУ. – Серия биологии. – 1959. – № 9. – Вып. 2. – С. 128–136.
68. Любищев, А.А. О приложении математической статистики к практической систематике / А.А. Любищев // Прикладная математика в биологии: сборник статей. – М.: МГУ, 1979. – С. 12–28.
69. Любищев, А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов / А.А. Любищев. – М.: Наука, 1982. – 278 с.
70. Любищев, А.А. Дисперсионный анализ в биологии / А.А. Любищев. – М.: МГУ, 1986. – 200 с.
71. Мазер, К. Биометрическая генетика / К. Мазер, Дж. Джинкс. – М.: Мир, 1985. – 464 с.
72. Медников, Б.М. Онтогенез и теория информации / Б.М. Медников // Природа. – 1971. – № 7. – С. 15–23.
73. Миклин, А.М. К оценке гипотезы стабилизирующего отбора / А.М. Миклин // История и теория эволюционного учения: сборник статей. – Л.: Наука, 1973. – Сборник 1. – С. 5–15.
74. Оно, С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции / С. Оно. – М.: Мир, 1973. – 227 с.
75. Перфильев, В.Е. Коэффициент асимметрии статистических распределений растений как показатель условий роста // В.Е. Перфильев // Сельскохозяйственная биология. – 1969. – Том IV. – № 3. – С. 451–457.
76. Петров, С.А. О прогнозировании результатов отбора фенотипов по количественным признакам в популяциях древесных растений / С.А. Петров // Лесоведение. – 1972. – № 4. – С. 73–78.
77. Петров, С.А. Методика изучения генетической изменчивости популяций древесных растений / С.А. Петров, В.А. Драгавцев // Лесоведение. – 1969. – № 5. – С. 84–92.
78. Плохинский, Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский. – М.: МГУ, 1970. – 328 с.
79. Сапрыкина, И.Н. Биологические особенности местных и интродуцированных культиваров *Cerasus Mill.*, *Prunus L.* в условиях Оренбуржья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Оренбург: ОГАУ, 2014. – 22 с.
80. Северцов, А.С. Основы теории эволюции / А.С. Северцов. – М.: МГУ, 1987. – 320 с.
81. Скворцов, А.К. Сущность таксонов и проблемы внутривидовой систематики (Некоторые соображения и предложения) / А.К. Скворцов // Бюллетень МОИП. – Отделение биологии. – 1971. – Том 76. – Вып. 6. – С. 74–83.
82. Смирнов, Е.С. Таксономический анализ / Е.С. Смирнов. – М.: МГУ, 1969. – 186 с.

83. Смит, Дж. М. Эволюция полового размножения / Дж. М. Смит. – М.: Мир, 1971. – 272 с.
84. Солбриг, О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
85. Суле, М. Алломерическая изменчивость – теория и следствие / М. Суле // Журнал общей биологии. 1984. Том XLV. – № 1. – С. 16–27.
86. Тахтаджян, А. Л. Биосистематика: прошлое, настоящее, будущее / А. Л. Тахтаджян // Ботанический журнал. – 1970. – Том LV. – № 3. – С. 331–345.
87. Терентьев, П. В. Практикум по биометрии / П. В. Терентьев, Н. С. Ростова. – Л.: ЛГУ, 1977. – 152 с.
88. Тимофеев-Ресовский, Н. В. Краткий очерк теории эволюции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков. – М.: Наука, 1977. – 302 с.
89. Трофимов, Т. Т. Облепиха в культуре / Т. Т. Трофимов. – М.: МГУ, 1976. – 160 с.
90. Урбах, В. Ю. О показателях силы влияния в дисперсионном анализе / В. Ю. Урбах // Генетика. – 1968. – Том IV. – № 8. – С. 155–164.
91. Усков, А. И. Органогенез яблони / А. И. Усков. – М.: Колос, 1967. – 176 с.
92. Федин, М. А. Статистические методы генетического анализа / М. А. Федин, Д. Я. Силис, А. В. Смирязев. – М.: Колос, 1980. – 208 с.
93. Фефелов, В. А. Биология прорастания и всхожесть семян облепихи крушиновидной различного эколого-географического происхождения / В. А. Фефелов, И. П. Елисеев // Биология, химия, интродукция и селекция облепихи: сборник научных трудов Горьковского сельскохозяйственного института. – Горький: ГСХИ, 1986. – С. 110–115.
94. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.
95. Шаталкин, А. И. Биологическая систематика / А. И. Шаталкин. – М.: МГУ, 1988. – 184 с.
96. Шмальгаузен, И. И. Организм как целое в индивидуальном развитии и историческом развитии. Избранные труды / И. И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1982. – 384 с.
97. Шмидт, В. М. О методе таксономического анализа Е. С. Смирнова и некоторых возможностях его применения в ботанике / В. М. Шмидт // Ботанический журнал. – 1962. – Том XLVII. – № 11. – С. 1648–1654.
98. Шмидт, В. М. Опыт анализа дивергенции корреляционных структур систематических категорий / В. М. Шмидт // Применение математических методов в биологии. – Л.: ЛГУ, 1964. – Сборник 3. – С. 61–69.
99. Шмидт, В. М. О двух методах таксономического анализа / В. М. Шмидт // Ботанический журнал. – 1970. – Том LV. – № 3. – С. 386–396.

100. Шмидт, В. М. Математические методы в ботанике / В. М. Шмидт. – Л.: ЛГУ, 1984. – 288 с.

101. Штокер, О. Физиологические и морфологические изменения в растениях, обусловленные недостатком воды / О. Штокер // Растение и вода. – Л.: Гидрометеоздат, 1967. – С. 128–202.

102. Щеглов, Некоторые данные о генетике морфологических признаков у айвы / Н. И. Щеглов, Н. Н. Пупанов, Т. С. Василенко // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1979. – Том 65. – Вып. 3. – С. 148–151.

103. Яблоков, А. В. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости как теоретическая основа фенетики популяций / А. В. Яблоков // Вавиловское наследие в современной биологии. – М.: Наука, 1989. – С. 27–37.

104. Яблоков, А. В. Эволюционное учение / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. – М.: Высшая школа, 1976. – 335 с.

105. Янко, Я. Математико-статистические таблицы / Я. Янко. – М.: Статиздат, 1961. – 138 с.

106. *East, E.M. Studies on size inheritance in Nicotiana / E.M. East // Genetics. – 1915. – Vol. 1. – P. 164–176.*

107. *Sokal, R.R. Principles of numerical taxonomy / R.R. Sokal, P.H.A. Sneath. – San Francisco: Freeman, 1963. – 365 p.*

Приложение 1 – Статистические показатели изменчивости признаков
у изученных популяций облепихи крушиновидной на территории
Таджикистана (1977–1978 гг.)

Изучаемые признаки плода, листовой пластинки	Статистические показатели			
	<i>M</i>	σ	<i>m</i>	<i>V</i> , %
Западный Памир, Юго-Западный район, по реке Абхарвдара (притоку Пянджа)				
Длина плодоножки, мм	4,3	0,83	0,19	19,3
Ширина плода, мм	5,8	0,68	0,16	11,7
Там же, по реке Шахдара (бассейн Пянджа)				
Масса 100 плодов, г	14,2	3,73	0,80	26,3
Длина плодоножки, мм	3,5	0,74	0,16	21,1
Ширина плода, мм	6,3	1,77	0,38	28,1
Там же, Северо-Западный район, по реке Ванч (приток Пянджа)				
Длина плодоножки, мм	4,1	0,88	0,21	21,5
Ширина плода, мм	5,2	0,53	0,12	10,2
Там же, по реке Висхарви, приток Пянджа				
Масса 100 плодов, г	7,2	1,62	0,39	22,5
Длина плода, мм	6,1	0,68	0,16	11,1
Ширина плода, мм	5,0	0,45	0,11	9,0
Площадь листовой пластинки, см ²	2,9	0,47	0,11	16,2
Памиро-Алай, район Передовые хребты Памира, по реке Оби-Хингоу (левая составляющая Вахша, бассейн Пянджа)				
Масса 100 плодов, г	9,7	2,84	0,71	29,3
Длина плода, мм	6,3	0,62	0,16	9,8
Ширина плода, мм	5,4	0,54	0,14	10,0
Площадь листовой пластинки, см ²	2,8	0,58	0,14	20,7
Южный Тянь-Шань, Гиссаро-Туркестанский район, река Анзобдара, приток Ягноба (бассейн Зеравшана)				
Масса 100 плодов, г	8,9	2,44	0,42	27,4
Длина плода, мм	6,5	0,94	0,16	14,5
Ширина плода, мм	5,5	0,61	0,10	11,1
Площадь листовой пластинки, см ²	1,8	0,39	0,07	21,7

Приложение 2 – Уравнения и средние веса для пятнадцати признаков у девяти подвидов облепихи крушиновидной

Обозначение признака	Название признака, его размерность	Пограничное (среднее) значение признака	Уравнение признаков	Средние веса для признаков
Количественные признаки				
A, a	Высота растений, м	3,8	$5A + 4a = 9$	$A = 4/5 = 0,80$ $a = 5/4 = 1,25$
B, b	Длина листовой пластинки, мм	48,0	$4B + 5b = 9$	$B = 5/4 = 1,25$ $b = 4/5 = 0,80$
C, c	Максимальная ширина листовой пластинки, мм	5,9	$7C + 2c = 9$	$C = 2/7 = 0,28$ $c = 7/2 = 3,50$
D, d	Индекс листовой пластинки	8,4	$5D + 4d = 9$	$D = 4/5 = 0,80$ $d = 5/4 = 1,25$
E, e	Масса 100 плодов, г	25,0	$3E + 6e = 9$	$E = 6/3 = 2,00$ $e = 3/6 = 0,50$
F, f	Длина плода, мм	8,4	$4F + 5f = 9$	$F = 5/4 = 1,25$ $f = 4/5 = 0,80$
G, g	Максимальная ширина плода, мм	7,2	$5G + 4g = 9$	$G = 4/5 = 0,80$ $g = 5/4 = 1,25$
H, h	Длина плодоножки, мм	2,4	$5H + 4h = 9$	$H = 4/5 = 0,80$ $h = 5/4 = 1,25$
I, i	Масса 1000 семян, г	10,0	$5I + 4i = 9$	$I = 4/5 = 0,80$ $i = 5/4 = 1,25$
K, k	Длина семени, мм	4,1	$4K + 5k = 9$	$K = 5/4 = 1,25$ $k = 4/5 = 0,80$
L, l	Максимальная ширина семени, мм	2,2	$5L + 4l = 9$	$L = 4/5 = 0,80$ $l = 5/4 = 1,25$
M, m	Максимальная толщина семени, мм	1,9	$7M + 2m = 9$	$M = 2/7 = 0,28$ $m = 7/2 = 3,50$
Качественные признаки				
N, n	Наличие с разной частотой форм с плакучими ветвями (N)	–	$2N + 7n = 9$	$N = 7/2 = 3,50$ $n = 2/7 = 0,28$
O, o	Полное отсутствие форм с ржавоокрашенным опушением листьев и побегов (O)	–	$1O + 8o = 9$	$O = 8/1 = 8,00$ $o = 1/8 = 0,12$
P, p	Наличие с разной частотой форм с уплощёнными семенами (P)	–	$5P + 4p = 9$	$P = 4/5 = 0,80$ $p = 5/4 = 1,25$

Примечание. Для расчётов использованы данные по описанию подвидов облепихи крушиновидной из 60 источников отечественной и зарубежной литературы (список не приводится, кроме работ Т. Т. Трофимова [1976], В. И. Авдеева [1983а]).

Приложение 3 – Уравнения аллометрического роста листовой пластинки у ряда видов плодовых растений вегетативного, семенного происхождения (Западный Памир, 1977) и семенного происхождения (1978 г., Центральный Таджикистан)

Название вида растения, сорта, формы	Уравнение регрессии $lgy = lga + blgx$
1	2
Западный Памир, 1977 г. [Авдеев, 1979]	
Облепиха крушиновидная – <i>Hippophae rhamnoides</i> L. алтайского происхождения	
Сорт Витаминная	$lgy = 1,875 + 0,700lgx$
Сорт Дар Катуни	$lgy = 1,271 + 0,578lgx$
Форма Б-32	$lgy = 1,070 + 0,709lgx$
Мужская форма	$lgy = 0,864 + 1,074lgx$
Облепиха крушиновидная западнопамирского происхождения	
Форма ПБС-1	$lgy = 0,969 + 0,708lgx$
Форма ШХ-1	$lgy = 1,000 + 0,500lgx$
Облепиха иволистная – <i>Hippophae salicifolia</i> D.Don (интродуцент)	
Женская форма	$lgy = 0,806 + 1,500lgx$
Мужская форма	$lgy = 1,014 + 0,968lgx$
Виды лоха – <i>Elaeagnus</i> L. [Авдеев, 1979]	
Лох серебристый – <i>Elaeagnus argentea</i> Pursh. (интродуцент)	$lgy = 0,523 + 0,667lgx$
Лох зонтичный – <i>Elaeagnus umbellata</i> Thunb. (интродуцент)	$lgx = 0,495 + 0,967lgx$
Лох восточный – <i>Elaeagnus orientalis</i> L. (местная форма)	$lgx = 0,671 + 0,909lgx$
Лох узколистный – <i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	$lgx = 0,638 + 1,000lgx$
Центральный Таджикистан, 1978 г.	
Шелковица чёрная, или шахтут – <i>Morus nigra</i> L. (местные формы)	$lgy = 0,660 + 0,630lgx$
	$lgy = 0,468 + 0,750lgx$
Шелковица белая, или тутовник – <i>Morus alba</i> L. (местные формы)	$lgy = 0,545 + 0,765lgx$
	$lgy = 0,215 + 0,980lgx$
	$lgy = 0,503 + 0,756lgx$
	$lgy = 0,575 + 0,745lgx$
	$lgy = 0,525 + 0,747lgx$
	$lgy = 0,580 + 0,767lgx$
Миндаль обыкновенный – <i>Amygdalus communis</i> L. (местная форма)	$lgy = 0,740 + 0,810lgx$
Миндаль типа миндаля Вавилова (гибридный, местная форма)	$lgy = 0,720 + 0,800lgx$

Продолжение приложения 3

1	2
Пекан, или кария маслиная – <i>Caria olivaeformis</i> Nutt. (интродуцент)	$lgy = 0,847 + 0,687l gx$
Лещина обыкновенная – <i>Corylus avellana</i> L. (интродуцент)	$lgy = 0,270 + 0,857l gx$
Фисташка настоящая – <i>Pistacia vera</i> L. (местная форма)	$lgy = 0,693 + 0,600l gx$
Айва обыкновенная – <i>Cydonia oblonga</i> L. (интродуцент)	$lgy = 0,661 + 1,064l gx$
	$lgy = 0,073 + 1,023l gx$

Примечание. По видам миндаля, пекана, лещины, фисташки, айвы учитывали и усредняли данные на десяти сеянцах.

Приложение 4 – Корреляционная таблица зависимости степени сукулентности (*CC*) от площади листовой пластинки (*S*) у облепихи крушиновидной (Бурятия, 1975 г.)

<i>S</i> , см ²	классы <i>S</i>	1,44– 2,44	2,45– 3,45	3,46– 4,46	4,47– 5,47	5,48– 6,48	6,49– 7,49	7,50– 8,50
	середина класса	1,94	2,95	3,96	4,97	5,98	6,99	8,00
<i>CC</i>		Частоты особей (<i>f</i>) в каждом классе признака, шт.						
классы <i>CC</i>	середина класса							
0,48–0,43	0,455	3						
0,42–0,37	0,395	2						
0,36–0,31	0,335	3	1	2				
0,30–0,25	0,275	2	5	3				
0,24–0,19	0,215		6	8	4	4		
0,18–0,13	0,155				8	3	2	2
0,12–0,07	0,095				1	2	1	
$\sum f = 62$ шт.		10	12	13	13	9	3	2

Приложение 5 – Расчёт статистических показателей изменчивости
по высоте саженцев ореха грецкого формы Ф-34

Однолетние саженцы, 1984 г.

Исходные данные значений признака «высота саженцев»					Биометрические показатели признака, г			
границы класса, см	середина класса, см (x)	частота, шт. (f)	fx	fx^2	M , см	σ , см	m_M , см	V , %
7,0–11,0	9,0	35	175,0	1575,0	12,65	7,04	0,70	55,65
12,0–16,0	14,0	40	560,0	7840,0				
17,0–21,0	19,0	16	304,0	5776,0				
22,0–26,0	24,0	7	168,0	4032,0				
27,0–31,0	29,0	2	58,0	1682,0				
$c = 4,0$	$k = 5$	$n = 100$	$\Sigma =$ 1265,0	$\Sigma =$ 20905,0	–	–	–	–

Расчёты

$M = fx/n = 1265/100 = 12,65$ см; $\sigma = \pm \sqrt{(20905 - 1265 \times 1265/100)/99} = 7,04$ см; $m_M = \pm \sigma / \sqrt{n} = 7,04 / 10 = 0,70$ см; $V = \sigma \times 100\% / M = 7,04 \times 100 / 12,65 = 55,65\%$. Тогда $As = [35 \times (9,0 - 12,6)^3 + 40 \times (14,0 - 12,6)^3 + 16 \times (19,0 - 12,6)^3 + 7 \times (24,0 - 12,6)^3 + 2 \times (29,0 - 12,6)^3] / 100 \times 7,04^3 = + 0,627$. Из справочной таблицы (при $P = 0,01$ и $n = 100$; см. [Лакин, 1973, с. 326]) получаем, что $As_{\text{табл.}} = 0,567$. Отсюда $P < 0,01$, т.е. значение коэффициента асимметрии (As) достоверно на втором уровне значимости.

Двухлетние саженцы, 1985 г.

Исходные данные значений признака «высота саженцев»					Биометрические показатели признака, г			
границы класса, см	середина класса, см (x)	частота, шт. (f)	fx	fx^2	M , см	σ , см	m_M , см	V , %
32,0–42,0	37,0	10	370,0	13690,0	60,10	12,36	1,24	20,56
43,0–53,0	48,0	18	864,0	41472,0				
54,0–64,0	59,0	32	1888,0	111392,0				
65,0–75,0	70,0	34	2380,0	166600,0				
76,0–86,0	81,0	4	324,0	26244,0				
87,0–97,0	92,0	2	184,0	16928,0				
$c = 10,0$	$k = 11,0$	$n = 100$	$\Sigma =$ 6010,0	$\Sigma =$ 376326,0	–	–	–	–

Проведя аналогичные расчёты, получаем необходимые показатели M , σ , m_M и V , показатель же $As = - 0,104$. Табличное значение $As = 0,389$ (при $P = 0,05$). Это означает, что нулевая гипотеза не отвергается уже на первом уровне значимости ($P > 0,05$), асимметрия признака не доказана, близка к нулю.

Приложение 6 – Распределение семян грецкого ореха по высоте в двух вариантах полевого опыта и статистические показатели изменчивости семян (1983 г.)

Распределение по каждому классу высоты семян (от 10 до 30 см) количества изученных семян (шт.)						Статистические показатели изменчивости семян по высоте									
	10–11	12–13	14–15	16–17	18–20	20–21	22–23	24–25	26–27	28–29	30–31	M_s , см	m_{np} , см	V_s , %	As и его оценка
Посев семян разреженно в ряду, между сеянцами расстояние 20–25 см															
1	10	11	12	13	21	22	7	6	5	20,9	5,1	0,5	24,6	-0,06	$P > 0,05$
Посев семян лентой, между сеянцами расстояние 3–5 см															
11	12	30	41	18	3	1	2	0	0	15,6	2,4	0,3	17,9	+0,39	$0,01 < P < 0,05$

Примечание. В посеве семян в ряду было изучено случайно выбранных 120 семян, в ленточном посеве – 118 семян, повторность – шестикратная. Ширина междурядья в опыте составляет 90 см. Размещение повторений в вариантах опыта – рендомизированное (по Б. А. Доспехову [1985]). Различия между M обоих вариантов – достоверные ($P < 0,001$).

Приложение 7 – Распределение семян миндаля обыкновенного по высоте в двух вариантах полевого опыта и статистические показатели изменчивости семян (1982 г.)

Распределение по каждому классу высоты семян (от 30 до 98 см) количества изученных семян (шт.)										Статистические показатели изменчивости семян по высоте					
	30–36	37–43	44–50	51–57	58–64	65–71	72–78	79–85	86–92	93–99	M_s , см	m_{np} , см	V_s , %	As и его оценка	
Посев семян в ряду, между сеянцами расстояние 5–6 см															
0	0	0	7	11	14	10	10	5	3	60,8	21,6	2,8	35,5	+0,63	$0,01 < P < 0,05$
Посев лентой, между сеянцами расстояние 3–5 см															
2	2	4	12	12	15	5	4	2	2	63,4	13,6	1,8	21,5	+0,39	$P > 0,05$

Примечание. В посевах обоих вариантов число случайно выбранных семян – по 60 шт., повторность – трёхкратная. Остальное аналогично приложению 6. Различия между M обоих вариантов недоказаны ($P > 0,05$).

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ВВЕДЕНИЕ	
КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ПО ИСТОРИИ БИОМЕТРИИ	5
ГЛАВА 1	
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОМЕТРИИ	7
ГЛАВА 2	
ТРАДИЦИОННЫЕ МЕТОДЫ БИОМЕТРИИ. ОБОБЩАЮЩИЕ ПОКАЗАТЕЛИ	11
3.1 Показатели центральной тенденции значений количественных признаков	11
3.2 Показатели изменчивости количественных признаков	12
3.3 Показатели изменчивости альтернативных качественных признаков	31
ГЛАВА 3	
МАЛОИЗВЕСТНЫЕ И НОВЫЕ МЕТОДЫ В РАЗЛИЧНЫХ ОБЛАСТЯХ БИОЛОГИИ	35
3.1 Генетика и селекция	35
3.2 Биосистематика	45
3.3 Биология растений и популяций	64
3.4 Показатели стабилизации количественных признаков в онтогенезе	81
ГЛАВА 4	
МЕТОДЫ, ПРИМЕНЯЕМЫЕ ПРИ РАЗМНОЖЕНИИ РАСТЕНИЙ	96
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	113
ПРИЛОЖЕНИЯ	121

Учебное издание

Авдеев Владимир Иванович

**СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ БИОМЕТРИИ
В ИССЛЕДОВАНИИ РАСТЕНИЙ**

Учебное пособие

Технический редактор *М.Н. Рябова*

Корректор *Н.А. Иванов*

Верстка *Г.В. Веприкова*

Подписано в печать 12.10.2015. Формат 60×84/16. Печать трафаретная.
Усл. печ. л. 7,56. Тираж 70 экз. Заказ № 7832.

Отпечатано в Издательском центре ОГАУ
460014, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, д. 18. Тел. (3532) 77-61-43