

ЛЕНИНГРАДСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ имени А. А. ЖДАНОВА

ТРУДЫ
Ленинградского
общества
естествоиспытателей

ТОМ 73
Выпуск 5

**УСПЕХИ
БИОМЕТРИИ
И БИОНИКИ**

Под редакцией М. М. ТИХОМИРОВОЙ
и А. И. КОРОТКИНА



ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
ЛЕНИНГРАД 1976 г.

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Ленинградского университета

В первом разделе на основе экспериментального изучения закономерностей хозяино-паразитных отношений раскрывается роль отрицательного биномиального распределения. Во втором разделе представлены статьи, посвященные различным аспектам теоретического и экспериментального изучения гидромеханики водных животных и рыб, особенностям аэродинамики некоторых животных.

Основы многомерных статистик (регрессионный, факторный, дисперсионный и дискриминантный анализы) даны на медико-биологических примерах.

Сборник представляет интерес для зоологов, гидробиологов, ботаников, генетиков, использующих методы многомерных статистик для обработки экспериментальных данных.

Редакционная коллегия:

Э.Ш. Айрапетьянц, В.К. Василевская, А.В. Иванов, Н.Г. Колосов, А.И. Колотилова, В.И. Лебедев, Г.А. Лихоткин (отв. секретарь), П.О. Макаров, Ю.И. Полянский (председатель), И.Н. Январева.

ADVANCES OF THE BIOMETRY AND BIONICS

Edited by M.M. Tikhomirova and A.I. Korotkin

Transaction of the Leningrad society of naturalists

vol.73

Issue 5

Н.В.Глотов, И.Т.Папонова

ИЗУЧЕНИЕ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEUNH
В ПРЕДУРАЛЬЕ*

Кафедра генетики и селекции Московского государственного университета

Кафедра ботаники Пермского государственного педагогического института

Arabidopsis thaliana (L.) Heunh. - широко распространенное однолетнее травянистое растение, в основном самоопылитель, ареал которого охватывает большую часть Палеарктики, Северную Америку, Австралию [1]. Предуралье относится к северной части ареала. В Пермской области известно около десяти очагов произрастания арабидопсиса, удаленных друг от друга на десятки километров и содержащих в разные годы от единичных экземпляров до нескольких тысяч растений. Арабидопсис встречается обычно по лесным опушкам, вдоль тропинок и дорог, а также по краям полей культурных растений. Ботаником

* Доклад сделан 11 ноября 1975 г.

Пермского университета М.М.Даниловой и нами очаги произрастания арабидопсиса в одном и том же месте отмечались неоднократно на протяжении 10-15 лет наблюдений. Концентрация растений арабидопсиса в длительно существующих очагах размножения, относительно удаленных и, по-видимому, практически изолированных друг от друга, позволяет рассматривать такие группы растений в качестве отдельных популяций [2].

Семена арабидопсиса в Предуралье прорастают обычно в апреле. Скорости роста и развития растений очень изменчивы и зависят не только от особенностей данной местности, но и от узко локальных абиотических, почвенных и фитоценологических условий, в которых оказываются отдельные растения. Во всяком случае, в конце мая - июне большая часть растений в популяциях вступает в стадию плодоношения. Известна в Предуралье и озимая форма арабидопсиса.

Целью настоящей работы является анализ изменчивости некоторых количественных признаков арабидопсиса в трех популяциях Пермской области на протяжении 7 лет наблюдений. Исследования природных популяций на протяжении длительных промежутков времени относительно редки, хотя лишь многолетние наблюдения позволяют получить наиболее полные представления о жизни популяции. Поэтому описанные ниже наблюдения, а также некоторые другие исследования будут нами продолжены в течение ряда последующих лет.

Материал и методика

В течение 1968-1974 гг. И.Т.Папоновой изучались три популяции *Arabidopsis thaliana* (L.) Neunh в юго-западной части Пермской области. Популяция „Монастырка“ (М) находится в окрестностях села Монастырка, расположенного на правом берегу Камы почти напротив города Оса. Сорока километрами ниже по течению Камы, на ее левом берегу, к югу от села Елово, расположена другая популяция - „Елово“ (Е). Третья популяция - „Барда“ (Б) - находится в 30 км южнее Монастырки в верховьях р.Тулвы, впадающей в Каму, на ее правом берегу напротив села Барда. Расстояние между Елово и Бардой составляет около 40 км.

Популяция М занимает пологий склон вдоль опушки хвойного леса, состоящего из ели, пихты, сосны. Арабидопсис произрастает на возвышениях и понижениях около пней, у расположенных здесь построек и по обочине канавы совместно с лесными и сорными видами: вероника весенняя, лапчатка серебристая, бедренец-камнеломка, вяжечка, ястребинка волосистая и др. Проективное покрытие 70-85%. Почва дерново-сильно-подзолистая, легко суглинистая. В течение 7 лет наблюдений растения не встречались за пределами участка размером примерно 30-50 м.

Популяция Е занимает южный пологий склон г.Фаоры. Растения встречаются здесь на участке площадью 5х40 м вдоль опушки леса (ель, пихта, сосна, береза) на покрытых мхом и лишайниками повышениях и понижениях, также образуя ассоциацию с лесными, луговыми и сорными видами: кошачья лапка, мятлики луговой, фиалка лесная, копытень, герань лесная и др. Проективное покрытие 60-65%. Почва дерново-сильно-подзолистая, среднесуглинистая.

Популяция Б расположена по обочине дороги и невспаханной полосе полевого участка (2-3 х 25 м), примыкающего к лиственному лесу. Арабидопсис произрастает совместно с сорной, луговой и лесной растительностью: мать-и-мачеха, одуванчик лекарственный, осот полевой, живучка ползучая, василек

фригийский и т.д. Проективное покрытие варьирует от 40–45 до 90%. Почва дерново-карбонатная, малогумусная, глинистая. В годы увеличения численности арабидопсис появляется и в посевах культурных растений по периферии, но не в центре поля.

По возрастанию антропогенных воздействий популяции чисто качественно могут быть упорядочены следующим образом: Е, М, Б. В популяции Б растения расположены по одиночке, более или менее равномерно по участку и не образуют групп. Напротив, в популяциях М и Е, даже при большой численности популяций, четко выявляются локальные скопления растений, лишь несколько сдвигающиеся от года к году.

Таким образом, характерной чертой изучавшихся нами, а также, вероятно, и других популяций арабидопсиса в Предуралье является ограниченность занимаемой ими территории. Как правило, это участки в несколько сот квадратных метров. Специально предпринимались маршрутные обследования, при которых, однако, не было обнаружено мест произрастания арабидопсиса между названными пунктами.

В табл. I и 2 приведены среднесуточные температуры и количество осадков за вегетационный период (апрель – июнь) в разные годы для трех населенных пунктов, названиями которых обозначены популяции (данные Пермской обсерватории). Эти погодные показатели существенно меняются от года к году: ранговый дисперсионный анализ Фридмана [3] дает для суммы среднесуточных температур $P = 0,01$ и для суммы осадков $P < 0,05$. Температура воздуха и количество осадков довольно сильно отрицательно скоррелированы (коэффициент ранговой корреляции Спирмена $\rho = -0,801$; $P < 0,01$).

Т а б л и ц а I

Среднесуточная температура воздуха в Монастырке (М), Елово (Е) и Барде (Б), °С

Год	Апрель			Май			Июнь			Сумма за вегетационный период		
	М	Е	Б	М	Е	Б	М	Е	Б	М	Е	Б
1968	0,5	2,2	0,8	11,5	12,1	11,6	15,9	16,8	15,6	27,9	31,1	28,0
1969	3,3	3,6	2,6	6,3	7,4	6,4	12,4	13,6	12,1	22,3	24,6	21,1
1970	3,4	3,3	3,2	11,4	11,0	11,2	15,4	15,6	15,5	30,4	29,9	29,9
1971	1,3	1,4	0,9	9,2	9,4	9,0	14,1	14,8	13,7	24,6	25,6	23,6
1972	5,0	4,6	5,3	10,2	10,8	10,5	15,8	16,4	15,5	26,5	31,8	31,3
1973	6,4	4,8	6,3	12,7	12,9	12,6	24,8	18,8	24,4	43,9	36,5	43,3
1974	4,3	4,2	4,2	11,9	12,1	12,2	16,6	16,4	16,4	32,8	32,7	32,8

Т а б л и ц а 2

Количество осадков в Монастырке (М), Елово (Е) и Барде (Б), мм

Год	Апрель			Май			Июнь			Сумма за вегетационный период		
	М	Е	Б	М	Е	Б	М	Е	Б	М	Е	Б
1968	46,1	10,2	45,3	61,9	48,4	72,2	30,3	33,2	47,5	138,3	91,8	165,0
1969	20,4	12,8	18,9	65,9	52,9	67,0	67,5	77,8	67,0	149,8	143,5	152,9
1970	92,3	44,1	52,0	30,2	28,8	34,9	57,7	73,1	58,5	180,2	146,0	145,4
1971	43,0	23,0	25,3	36,0	38,7	45,7	100,7	74,2	136,0	179,7	135,9	201,0
1972	38,4	47,4	47,4	11,2	16,6	14,7	44,3	61,4	51,3	93,9	125,4	113,4
1973	2,4	1,2	2,3	26,8	34,4	22,4	41,3	15,7	58,8	70,5	51,3	83,5
1974	44,3	39,2	41,1	46,5	24,9	40,0	44,5	47,6	43,3	135,3	111,7	124,4

Изменчивость значений температуры воздуха и количества осадков в разных населенных пунктах в один момент времени гораздо меньше изменчивости от года к году. Это, естественно, объясняется территориальной близостью популяций. Следует, однако, иметь в виду, что среднесуточные температуры, осредненные за месяц или вегетационный период, а также количество осадков за вегетационный период являются очень стабильными показателями. Разницы между температурами в один – два градуса или количеством осадков в десятках миллиметров могут свидетельствовать о наличии на протяжении месяца периодов, гораздо более холодных или жарких, засушливых или дождливых, что может оказать существенное влияние на рост и развитие арабидопсиса. Поэтому разницу между населенными пунктами следует проанализировать более подробно. Ранговый дисперсионный анализ показывает наличие статистически достоверных разниц между среднесуточными температурами за месяц ($P < 0,05$): более низкие температуры в Б, средние в М и более высокие в Е. Также достоверны различия в количестве осадков за вегетационный период ($P < 0,05$): меньше всего в Е и больше всего в Б. Разумеется, даже обобщенные показатели погоды, регистрируемые в ближайших населенных пунктах, могут лишь косвенно характеризовать условия на участках территории в несколько сотен квадратных метров, занятых арабидопсисом.

Отметим, наконец, чисто качественно различия между популяциями по освещенности. Популяция Е находилась в гораздо большем затенении по сравнению с другими; в ясный солнечный июньский день участок освещен солнцем лишь с 13 до 15 часов. В популяции М часть растений затеняется близко стоящими деревьями; другие растения занимают открытый, лучше освещенный участок. В наилучших условиях по освещенности были растения в популяции Б.

Обследование каждой популяции мы могли производить лишь раз в году во второй половине мая – первой половине июня. Ежегодно проводился сплошной подсчет числа растений в популяциях. Поскольку большинство растений во время наблюдений находилось в стадии спелости, только у этих растений на месте (без повреждения растений) учитывались следующие признаки:

1. Высота стебля, мм.
2. Количество генеративных образований (стручков и соцветий) на всех побегах.
3. Форма розеточного листа: отношение диаметра розетки к удвоенной ширине среднего розеточного листа.
4. Форма стеблевого листа: отношение длины нижнего стеблевого листа к его ширине.
5. Относительная длина стручка: отношение длины стручка к длине плодоножки.

Первые два признака учитывались на протяжении всех лет наблюдений, остальные – начиная с 1969 г., причем в отдельные годы по техническим причинам были допущены пропуски в учете того или иного из этих признаков. Размеры выборок составляли обычно 40–80 измерений или определялись численностью популяции. Ограничение размера выборок объясняется рядом причин. Прежде всего нужно отметить, что учитывались признаки только у одностебельных растений, чтобы избежать примеси озимых форм (особенно в М), не всегда однозначно диагностируемых в стадии спелости. Однако количество генеративных образований на растении подсчитывалось дополнительно и на выборке многостебельных растений, чтобы можно было, пусть грубо, оценить семенную про-

дуктивность популяции в целом. Далее, далеко не у всех растений можно было проводить измерения всех признаков, поскольку в природных условиях растения в конце вегетации, как правило, сильно повреждены. Наконец, следует указать на трудоемкость и длительность учета количественных признаков в полевых условиях без повреждения растений.

Как будет показано ниже, распределения признаков подчас резко асимметричны и не регулярны (что объясняется главным образом микрогетерогенностью среды), и это делает совершенно неприемлемым использование статистических методов, основанных на нормальном распределении. Поэтому в качестве меры среднего значения использовали медиану, а в качестве меры изменчивости – квартильный размах [3]. Для анализа данных применяли непараметрические методы (критерий Н, ранговый дисперсионный анализ Фридмана, коэффициент ранговой корреляции ρ Спирмена и коэффициент конкордации W, см. [3], [4] или непосредственно сравнивали выборочные распределения с помощью обычного критерия хи-квадрат. Несмотря на грубость такого анализа, позволяющего улавливать лишь главные тенденции изменчивости, он представляется единственно возможным в данном случае.

Из 5 изучавшихся признаков только между высотой стебля и формой розеточного листа не было обнаружено корреляции (для выборки в 393 растения получено суммарное значение $\chi^2 = 32,45$ при $df = 23$, что соответствует $P \sim 0,09$). Все другие пары признаков скоррелированы в одном направлении: более длинный стебель, большее количество генеративных образований, удлиненные розеточные и стеблевые листья, большая относительная длина стручка. Однако поскольку изменчивость одного признака при фиксированных значениях другого, как правило, велика, связь между признаками проявляется не слишком жестко (коэффициенты взаимной сопряженности Чупрова в пределах 0,15–0,30), что делает не бессмысленным учет и последующее рассмотрение динамики всех 5 признаков.

Результаты и обсуждение

В табл.3 приведена динамика численности популяций в течение 7 лет.

Т а б л и ц а 3

Динамика численности популяций арабидопсиса в Предуралье (приведены десятичные логарифмы численности)

Год	Популяции		
	М	Е	Б
1968	3,00	2,70	3,30
1969	1,70	2,64	1,38
1970	1,81	2,10	1,72
1971	2,22	3,18	2,02
1972	*	1,88	1,89
1973	3,05	2,14	1,30
1974	3,44	2,96	1,11

* В популяции не было ни одного растения.

В 1972 г. в популяции М не было ни одного растения. Минимальное число растений (13, 20 и 24) наблюдалось в популяции Б в 1974, 1973 и 1969 гг.; максимальное (2770 и 2000) – в популяциях М (1974 г.) и Б (1968 г.). Ранговый дисперсионный анализ, однако, не обнаруживает различий ни между средними численностями разных популяций, ни между численностями в разные годы. Тем не менее укажем, что минимальное число растений во всех популяциях приходится на 1972 г.: в М не было ни одного растения, в Е и Б соответственно 75 и 77 растений. Динамика численности разных популяций во времени не скоррелирована ($W = 0,389$; $P > 0,05$). Численность популяций не связана также ни с температурой воздуха ($\rho = 0,117$), ни с количеством осадков ($\rho = 0,017$).

Любопытно, что вслед за отсутствием растений в М в 1972 г. на следующий год численность этой популяции превысила тысячу. В другой популяции Предуралья, около села Добрянка, мы наблюдали вспышку численности после двухлетнего отсутствия растений. В.Н.Сукачев в письме Н.В.Тимофееву-Ресовскому сообщал, что он наблюдал то же самое в московском Серебряном бору в 60-е годы. Не следует забывать, что семена некоторых растений могут эффективно сохраняться в почве в течение нескольких десятков лет [5]. Этот механизм сохранения популяции представляет огромный интерес и требует всестороннего изучения.

В табл.4 представлены некоторые типичные распределения признаков «высота стебля». И для одной популяции в разные годы, и для разных популяций в один год распределения могут быть и очень различными, и очень похожими.

Т а б л и ц а 4

Примеры распределений признака «высота стебля» в разных популяциях в разные годы

Популяция	Год	Численность выборки	Высота стебля, см																					
			1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	
М	1971	68	-	1	5	2	3	8	14	10	2	7	6	1	1	4	2	2	-	-	-	-	-	-
	1974	78	2	3	13	28	6	6	3	4	3	1	1	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Е	1971	68	2	19	17	10	10	3	2	3	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	1973	53	5	29	18	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Б	1968	99	-	-	-	1	2	7	5	18	14	22	14	8	3	2	1	1	-	-	-	-	-	1
	1970	49	-	6	18	12	6	3	3	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Как правило, они явно асимметричны. Четко выражена корреляция между значениями медианы и квартильного размаха ($\rho = 0,69$; $P < 0,01$). Даже на небольших по объему выборках обнаруживаются статистически достоверные отклонения от нормального распределения. Характерной особенностью являются также очень низкие значения высоты стебля: только в 3 случаях из 20 медиана больше 10 см (табл.5). Наиболее низкие значения медианы наблюдаются в Е. Чуть выше значения для Б; исключение составляет здесь выброс (19,3 см) в 1968 г. Значения медианы в М очень изменчивы. Применение критерия Н для сравнения медиан разных популяций дает $P = 0,05$.

Резко выраженная короткостебельность арабидопсиса свидетельствует о том, что, несмотря на устойчивость существования популяций и достижение растениями стадии плодоношения, они крайне угнетены. О зависимости роста растений от факторов среды свидетельствуют и асимметрия распределений (от-

Значения медиан (Me) и квартильных размахов ($Q_3 - Q_1$) изучавшихся признаков арабидопсиса

Популяция	Год	Высота стебля, см		Количество генеративных образований		Форма розеточного листа		Форма стеблевого листа		Относительная длина стручка	
		Me	$Q_3 - Q_1$	Me	$Q_3 - Q_1$	Me	$Q_3 - Q_1$	Me	$Q_3 - Q_1$	Me	$Q_3 - Q_1$
М	1968	10,9	4,5	11	7	-	-	-	-	-	-
	1969	4,3	3,5	3	3	2,20	1,14	2,02	0,77	1,67	0,57
	1970	6,2	4,4	8,5	8	1,99	0,80	2,01	1,17	1,97	0,44
	1971	14,1	8,2	17	13,5	1,97	0,24	2,02	1,04	1,51	0,32
	1972										
	1973	9,2	4,0	9	6	-	-	-	-	1,85	0,64
	1974	7,4	4,6	4	5	2,00	1,80	1,70	0,67	2,27	0,67
Е	1968	6,2	4,7	7	4	-	-	-	-	-	-
	1969	5,5	7,2	4	6	2,02	0,60	1,76	0,49	1,84	0,58
	1970	5,1	5,2	5	3	1,82	0,69	1,96	0,54	1,80	0,54
	1971	5,5	4,3	5	4	2,02	0,53	1,74	0,52	1,90	0,56
	1972	2,2	2,1	1	1	-	-	1,53	0,68	2,07	0,24
	1973	3,6	1,6	2	1	2,03	1,49	1,96	0,49	2,18	0,50
	1974	4,0	5,7	2,5	1	1,97	0,80	1,97	0,77	1,77	0,65
Б	1968	19,3	6,3	27	13,5	-	-	-	-	-	-
	1969	5,6	3,5	3,5	4,5	2,00	1,15	1,95	0,75	-	-
	1970	6,1	3,6	4	3	2,10	0,47	2,00	0,08	1,96	0,74
	1971	6,6	5,7	8	13	1,75	0,73	1,67	0,54	1,82	0,40
	1972	5,1	2,3	8	6	1,93	1,06	1,75	0,56	1,54	0,98
	1973	4,5	2,8	3	2	-	-	-	-	2,00	0,47
	1974	4,5	3,2	5,5	4	1,97	0,93	1,96	0,52	1,90	0,65

дельные растения имеют высоту стебля более 20, а то и до 40 см), и изменчивость значений медианы в одной популяции от года к году (например, в популяции Б в 1969–1974 гг. медиана колеблется в пределах 4,5–6,6 см, а в 1968г. принимает значение 19,3 см) и, наконец, результаты опытов по выращиванию растений из собранных в популяции семян на экспериментальной установке в контролируемых условиях. Сходство погодных условий в разных популяциях в один и тот же год приводит, по-видимому, к сопряженной динамике медиан разных популяций ($W = 0,670$; $P < 0,05$). Квартильный размах высоты стебля скоррелирован с количеством осадков за вегетационный период ($P < 0,05$); коэффициент ранговой корреляции между значениями медианы и количеством осадков равен 0,444 ($\rho_{0,05} = 0,45$). Средние значения и размах изменчивости высоты стебля не зависят от температуры воздуха, осредненной за весь вегетационный период. Однако со среднесуточной температурой апреля отрицательно скоррелированы и медианы ($\rho = -0,593$; $P < 0,01$), и квартильные размахи ($\rho = -0,580$; $P < 0,01$). По-видимому, существенное влияние на рост и развитие растений в Предуралье оказывают наблюдающаяся иногда в апреле в течение нескольких дней относительно высокая температура воздуха в сочетании с малым количеством или полным отсутствием осадков. Когда говорят о северной части ареала вида, обычно прежде всего думают о низких температурах как об одном из основных лимитирующих факторов. Для арабидопсиса в Предуралье, однако, на первое место выступает континентальность климата: лимитирующими факторами являются относительно высокая температура и малое количество осадков в начальные периоды онтогенеза растений. Более подробная разработка этого вопроса представляется очень интересной.

Достоверная корреляция с численностью популяций значений медианы ($\rho = 0,504$; $P < 0,05$) и значений квартильного размаха ($\rho = 0,549$; $P < 0,05$) объясняется, по-видимому, тем, что большее число растений оказывается в более разнообразных микроусловиях среды (локальные различия в температуре, влажности, почве, фитоценоотическом окружении).

Выше упоминалось о корреляции высоты стебля с количеством генеративных образований у растений. Скоррелированными оказываются и медианы распределений ($\rho = 0,819$; $P < 0,01$) и квартильные размахи ($\rho = 0,539$; $P < 0,05$). По-видимому, в значительной мере зависимостью от высоты стебля этого признака объясняется скоррелированность квартильных размахов (но не медиан) с количеством осадков ($\rho = 0,580$; $P < 0,01$) и сопряженность динамики медиан (но не квартильных размахов) разных популяций ($W = 0,724$; $P < 0,05$). Однако очень большая изменчивость признака «количество генеративных образований» (что видно и в табл.5) приводит к неполноте этой связи. Несомненно, что плодовитость не задается однозначно высотой стебля. Поэтому не удивительно, что характеристики распределений количества генеративных образований не скоррелированы ни с температурой воздуха, ни с численностью популяций. Судя по табл.5, намечаются систематические разницы в значениях характеристик разных популяций, однако лишь для квартильных размахов критерий Н дает $P = 0,05$. По-видимому, в популяции Е наряду с меньшими значениями медиан высоты стебля меньше выражена и изменчивость количества генеративных образований.

Используя данные о количестве генеративных образований не только у одностебельных растений, но и у многостебельных, а также зная численность этой репрезентативной выборки и численность популяции в данном году, можно оценить количество генеративных образований во всей популяции. Оно может рассматриваться в качестве меры семенной продуктивности популяции. Эти данные приведены в табл.6.

Т а б л и ц а 6

Оценка семенной продуктивности популяций
(количество генеративных образований $\times 10^2$)

Год	Популяция		
	М	Е	Б
1968	114	44	913
1969	5,6	36	1,2
1970	8,7	7,4	2,7
1971	90	95	16
1972	0	1,6	6,6
1973	166	3,1	0,7
1974	203	83	0,8

Если не считать максимального для всего материала выброса в популяции Б в 1968 г., ее семенная продуктивность будет минимальной; на эту же популяцию приходится и три самых низких значения плодовитости. Создается впечатление о большой плодовитости популяции М сравнительно с популяцией Е. Однако на имеющемся материале все эти тенденции статистически недостоверны. Плодовитость популяций связана с высотой стебля ($\rho = 0,593$; $P < 0,01$). Однако она совершенно не коррелирует с численностью популяции в следующем году ($\rho = -0,042$). Последнее хорошо согласуется с отсутствием корреляции численности популяции с погодными условиями, а также с исчезновением растений в отдельные годы и последующими всплесками численности.

Таким образом, в приспособленности арабидопсиса к условиям Предуралья нужно различать по крайней мере два момента. Во-первых, в общем неблагоприятные условия для индивидуального развития растений, а во-вторых, какие-то обстоятельства, контролирующие вероятность прорастания семян. Прежде всего здесь следует попытаться изучить связи с погодными условиями предыдущего осенне-зимнего периода. Сейчас трудно оценить и адаптивный смысл невсхожести семян: что популяции „выгоднее“ для сохранения во времени – испытание всего семенного фонда ежегодно или хранение большей его части в течение длительного времени?

Уже упоминалось, что из трех оставшихся признаков только форма розеточного листа не коррелирует (во всяком случае эта связь не обнаружена) с высотой стебля, однако она скоррелирована со всеми другими признаками. Форма стеблевого листа и относительная длина стручка скоррелированы между собой и со всеми остальными признаками. Тем не менее три последние признака ведут себя совершенно иначе, чем высота стебля и количество генеративных образований. Во-первых, обращает на себя внимание относительно меньшая изменчивость их медиан (табл.5). Лишь частично это объясняется использованием индексов. От года к году во всех популяциях наблюдаются несистематические флуктуации. Во-первых, характеристики распределений этих признаков не коррелируют с погодными условиями, с численностями популяций и с характеристиками распределений высоты стебля и количества генеративных образований. Чтобы сопоставить изменчивость разных признаков, мы ввели меру, аналогичную коэффициенту вариации: отношение квартильного размаха к значению медианы. Из табл.7 можно видеть, что изменчивость признаков «высота стебля» и «количество генеративных образований» систематически и заметно

Т а б л и ц а 7

Изменчивость признаков в популяциях арабидопсиса
($Q_3 - Q_1 / Me$), %

Популяция	Год	Высота стебля	Количество генеративных образований	Форма розеточного листа	Форма стеблевого листа	Относительная длина плодоножки
М	1968	41,3	63,6	-	-	-
	1969	81,4	100,0	51,8	38,1	34,1
	1970	71,0	94,1	40,2	58,2	22,3
	1971	58,2	79,4	12,2	47,3	21,2
	1973	43,5	66,7	-	-	34,6
	1974	62,2	125,0	65,0	39,4	29,5
	Е	1968	75,8	57,1	-	-
1969		130,9	150,0	29,7	27,8	31,5
1970		102,0	60,0	37,9	27,6	30,0
1971		78,2	80,0	26,2	29,9	29,5
1972		95,5	100,0	-	44,4	11,6
1973		44,4	50,0	73,4	25,0	22,9
1974		142,5	20,0	40,6	39,1	36,7
Б	1968	32,6	50,0	-	-	-
	1969	62,5	128,6	57,5	38,5	-
	1970	59,0	75,0	22,4	4,0	37,8
	1971	86,4	162,5	41,7	32,3	22,0
	1972	45,1	75,0	54,9	32,0	63,6
	1973	62,2	66,7	-	-	23,5
	1974	71,1	72,7	47,2	26,5	34,2

выше изменчивости признаков «форма розеточного и стеблевого листьев» и «относительная длина стручка». Это подтверждается и применением критерия Н: $R < 0,01$. Объяснение этого явления представляется очевидным. Три последние признака вряд ли имеют прямое приспособительное значение в онтогенезе, они более нейтральны и откликаются на воздействие факторов среды через онтогенетическую скоррелированность с высотой стебля, что и должно обнаруживаться на больших выборках.

В заключение приведем качественное сопоставление трех изучавшихся популяций. В наиболее благоприятных условиях среды находится популяция М. Она чутко отражает динамику факторов среды, показывая большую пластичность. Несмотря на менее выраженные антропогенные воздействия, популяция Е угнетена заметно больше. Здесь, по-видимому, на первый план выступают менее благоприятные погодные условия, но в первую очередь резко выражается затененность растений. Для популяции Б определяющими являются, по-видимому, антропогенные воздействия; очень интересно будет проследить за дальнейшей судьбой этой популяции.

В ы в о ы

1. В течение семи лет (1968–1974 гг.) изучалась динамика численности и изменчивость 5 количественных признаков арабидопсиса в 3 популяциях Предуралья.

2. Численность популяций варьирует от отсутствия растений до двух с лишним тысяч растений вне связи с погодными условиями разных лет. Не обнаружено систематических разниц между численностями разных популяций.

3. В популяциях Предуралья преобладают довольно низкие значения высоты стебля (несколько сантиметров), в разных популяциях сопряженно варьирующие от года к году. Средние значения и изменчивость этого признака положительно связаны с количеством осадков за вегетационный период и отрицательно – со среднесуточной температурой апреля. Большая численность популяций сопровождается большими значениями средних и изменчивости высоты стебля.

4. Количество генеративных образований на растении, связанное с высотой стебля, в основном показывает те же закономерности изменчивости. Количество генеративных образований в популяции, являющееся оценкой ее семенной продуктивности, не коррелирует с численностью популяции в следующем году.

5. Форма розеточного и стеблевого листьев и относительная длина стручка показывают гораздо меньшую изменчивость от года к году и в разных популяциях; эти признаки отслеживают динамику условий среды, по-видимому, косвенно через онтогенетические корреляции с высотой стебля.

6. Лимитирующим фактором в жизни популяций арабидопсиса в Предуралье является относительно высокая температура воздуха и малое количество осадков, особенно в начале вегетации. Остается неясной природа факторов, обуславливающих динамику численности популяций.

Авторы выражают сердечную благодарность В.И.Иванову за всестороннее обсуждение настоящей работы и целый ряд весьма полезных советов, а также Л.А.Животовскому и А.С.Северцову, прочитавшим рукопись и сделавшим ряд существенных замечаний.

Указатель литературы

1. Иванов В.И. Радиобиология и генетика арабидопсиса. Проблемы космической биологии. Т.27. М., 1974. 191 с.

2. Тимофеев-Ресовский Н.В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. - "Ботанический журнал", 1958, т.43, № 3, с.317-336.

3. S a c h s L. Statistische Auswertungsmethoden. Berlin-Heidelberg - New-York. 1968. XXIV+671 S.

4. Кендэл М. Ранговые корреляции. М., 1968. 216 с.

5. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценогических популяций. - Булл. МОИП, 1969, т.74, № 1, с.141-149.