

УДК 575.17 (582.542.11)

**ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ПОКАЗНИКІВ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ УСПІШНОСТІ
DESCHAMPSIA ANTARCTICA В РАЙОНІ АДМІРАЛЬСЬКОЇ БУХТИ
(О. КОРОЛЯ ГЕОРГА, ПРИБЕРЕЖНА АНТАРКТИКА)**

І. Парнікоза¹, І. Ожередова², Н. Мірюта¹, І. Козерецька², Дж. Смикла³, В. Кунах¹

¹ Інститут молекулярної біології і генетики НАН України,
вул. Заболотного, 150, Київ, 03680, Україна, Parnikoza@gmail.com

² Київський університет імені Тараса Шевченка,
вул. Володимирська, 64, Київ, 01601, Україна

³ Інститут охорони природи Польської академії наук,
вул. Міцкевича, 33, PL 31-120 Краків, Польща

Реферат. Існує необхідність моніторингу успішності популяцій судинних рослин Антарктики в умовах регіонального потепління. Однак питання, наскільки успішність, оцінена за одним з цих показників, корелюватиме з такою за іншим показником, залишається відкритим. Упродовж сезону 2005/06 рр. було вивчено шість популяцій *Deschampsia antarctica*, що зростають у районі Адміральської бухти (о. Короля Георга), за низкою показників успішності: за індивідуальним проективним покриттям, деякими біометричними параметрами та відносним вмістом ДНК у ядрах клітин паренхіми листків. Виявлено, що екстремальне групування значень попарних порівнянь цих показників для вивчених популяцій *D. antarctica* дозволило для кожної порівнюваної пари виділити групи, що мають значиму позитивну кореляцію вивчених показників та групи, що мають значиму негативну кореляцію або тенденцію до неї. Встановлено, що в частині випадків (позитивна кореляція) популяційна успішність за одним з досліджених показників корелювала з успішністю за іншими показниками. У випадку негативної кореляції популяціями, ймовірно, було обрано стратегію, за якою збільшення одного параметра супроводжувалося зменшенням іншого. Виділено популяції, які на основі успішності за всіма вивченими параметрами утворили своєрідні кластери комплексної популяційної успішності. На підставі отриманих даних зроблено висновок, що моніторинг стану популяцій антарктичних судинних рослин, зокрема *D. antarctica*, необхідно проводити на основі якомога більшої кількості показників успішності, визначення ж оптимальних умов – шляхом пошуку кореляції за кожним з досліджених параметрів.

Ключові слова: *Deschampsia antarctica*, показники популяційної успішності *Deschampsia antarctica*, Прибережна Антарктика.

Сравнительный анализ показателей популяционной успешности *Deschampsia antarctica* в районе Адмиральской бухты (о. Короля Георга, Прибрежная Антарктика).

Парникоза И., Ожередова И., Мирюта Н., Козерецкая И., Смыкла Дж., Кунах В.

Реферат. Существует необходимость мониторинга успешности популяций сосудистых растений Антарктики в условиях регионального потепления. Однако вопрос, насколько успешность, оцененная по одному из этих показателей, будет коррелировать с таковой по другому показателю, остается открытым. В течение сезона 2005/06 гг. было изучено шесть популяций *Deschampsia antarctica*, произрастающих в районе Адмиральской бухты (о. Короля Георга), по ряду показателей успешности: по индивидуальным проективным покрытиям, по некоторым биометрическим параметрам и относительному содержанию ДНК в ядрах клеток паренхимы листьев. Обнаружено, что экстремальное группирование значений попарных сравнений этих показателей для изученных популяций *D. antarctica* позволило для каждой сравниваемой пары выделить группы, имеющие значимую позитивную корреляцию изученных показателей, и группы, имеющие негативную корреляцию или тенденцию к ней. Установлено, что в части случаев (позитивная корреляция) популяционная успешность по одним из исследованных показателей коррелировала с успешностью по другим показателям. В случае негативной корреляции

популяціями, вероятно, була выбрана стратегія, по якій збільшення одного параметра супроводжалося зменшенням другого. Були виділені популяції, які на основі успішності по всіх досліджуваних параметрах утворювали своєрідні кластери комплексної популяційної успішності. На основі отриманих даних зроблено висновок, що моніторинг станів популяцій антарктичних судинних рослин, зокрема *D. antarctica*, необхідно проводити на основі як найбільшого числа показників успішності, визначення ж оптимальних умов – шляхом пошуку кореляції по кожному з досліджуваних параметрів.

Ключові слова: *Deschampsia antarctica*, показники популяційної успішності *Deschampsia antarctica*, Прибережна Антарктика.

The parameters of *Deschampsia antarctica* population success comparative analyses in the region of Admiralty Bay (King-George island. The Inshore of Antarctica).

Parnikova I., Ogeredova I., Miryuta N., Kozeretska I., Smykla J., Kunakh V.

Abstract. There are necessity (need) of vascular plant population success monitoring in Antarctica under warming condition. However, question about correlation between population success by different indices hasn't been settled. The six *Deschampsia antarctica* populations have been investigated during the 2005/06 season in the region of Admiralty Bay (King-George Island) by series population success indices: individual cover or abundance, some biometric parameters and DNA relative content in nucleus of cell parenchyma foliage. Extremal grouping of quantitative comparison in pairs of these indices for studied *D. antarctica* populations has been to allow each compared pair locality to select groups with significant positive correlation between investigated indices and groups with significant negative correlation or central tendency to it. The population success in the case of positive correlation by part of indices have been determined to correlate to another part of its. In the case of negative correlation populations probability select strategy when increase in value of one parameter have been accompanied by decrease in value of another same. Populations with identical success by all investigated parameters have been selected to form specific clusters of complex population success. Monitoring of antarctic vascular plant population states (for example, *D. antarctica*) has been concluded to be conducted by as more as possible number of success parameters and to be estimated optimal conduction by search of correlation between every investigated parameters.

Key words: *Deschampsia antarctica*, parameters of *Deschampsia antarctica* population success, maritime Antarctica.

1. Вступ

Вивчаючи поведінку популяцій рослин в умовах стресу, дослідники намагалися знайти та окреслити показники, які з певністю характеризують успішність чи регресивність досліджуваної популяції. Актуально це зараз у Прибережній Антарктиці, де прості наземні рослинні угруповання за участі всього двох видів судинних рослин, а саме *Deschampsia antarctica* Desv. та *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl., зазнають впливу регіонального потепління (Convey, 2003, Turner et al., 2005). Ці угруповання характеризуються певною мінливістю залежно від умов конкретного місцезростання (Smith, Corner, 1973; Parnikova et al., 2007). Зауважмо, що для детекції змін у цих простих угрупованнях у зв'язку з явищами регіонального потепління перш за все треба визначитися з природою їхньої реакції на умови довкілля. Потрібно відокремити зумовлені кліматичними трендами особливості від тих, що пов'язані з індивідуальністю умов зростання чи викликані впливом кліматичних особливостей певного року. Для цього всі показники потрібно вивчати в динаміці. Необхідність щорічного моніторингу своєю чергою посилює вимоги до показників, які використовуватимуться в такому дослідженні.

Вважається, що стрес-толерантні рослини в полярних умовах не мають значної морфологічної мінливості (Grime, 2002). І. Гілвановська для обох видів судинних рослин Антарктики показала наявність відмін у біометричних показниках та формування специфічних морфологічних форм залежно від конкретних умов зростання (Gielwanowska, 2005). Під час вивчення обох видів рослин в умовах оази Поїнт-Томаса (сезон 2005/06 рр.) ми також відзначали такі морфологічні форми для обох видів (неопубліковані дані). Загалом ступінь розвитку вегетативної маси (Day et al., 2008), а також збільшення генеративної

успішності (зокрема, збільшення біомаси генеративних пагонів та кількості насінин (Convey, 1996)) можуть слугувати параметрами оцінки успішності окремих популяцій *D. antarctica*.

Ще одним показником успішності, доступним для оцінки в польових умовах і за яким можна судити про успіх того чи іншого виду в ценозі, є площа, яку він вкриває на визначеній території. Виразом цього показника у класичній геоботаніці виступає проективне покриття (Westhoff and Maarel, 1978). Застосування цього показника може бути ще одним ключем до пошуку оптимальних умов для існування тієї чи іншої популяції (Parnikoza et al., 2008a).

Показники успішності рослин конкретної популяції можна відшукати й серед цитогенетичних параметрів. Зокрема відомо, що метаболізм рослин в екстремальних умовах може супроводжуватися поліплоїдизацією в окремих тканинах і в цілому рослинному організмі (Вульф, 1937; Строгонов, 1973; Кунах, 2011). Зростання вмісту ДНК при цьому свідчить про інтенсифікацію метаболічних шляхів, цей фактор можна також використовувати як такий, що характеризує успішність рослин у різних умовах.

У попередніх дослідженнях ми показали реакцію показників «площа ядра» та «відносний вміст ДНК в ядрі» у тканинах листка *D. antarctica* з району Аргентинських островів на гетерогенність умов та при моделюванні впливу деяких екологічних факторів в умовах оазису Поінт-Томаса о. Короля Георга, Південні Шетландські острови (Parnikoza et al., 2007, Parnikoza et al., 2011).

Незважаючи на те, що перелік імовірних індикаторів успішності популяцій можна продовжувати, залишається питання: наскільки така успішність, оцінена за одним з цих показників, буде корелювати з такою за іншим показником. Відповідь на це питання є принциповою для вибору параметрів для моніторингу та узагальнення результатів моніторингу за комплексом параметрів. Зважаючи на це, ми здійснили спробу відшукати метод узагальнення даних за кількома показниками успішності. Для цього ми проаналізували кореляцію між показниками біометрії, відносним вмістом ДНК в ядрі клітин паренхіми листків та індивідуальним проективним покриттям *D. antarctica* району Адміральської бухти впродовж одного полярного сезону.

2. Матеріали та методи

2.1. Район дослідження. Збір матеріалу здійснено під час 30-ї польської та 10-ї української антарктичних експедицій 2005/06 рр. у районі Адміральської бухти – в оазисі Поінт-Томас та у прилеглий оазисі Ферас (мапу розміщення цих оазисів див. Korsun et al., 2008). Використано мережу дослідних майданчиків, які характеризували відповідні популяції *D. antarctica*, географічне положення та коротку екологічну характеристику яких наведено в таблиці 1.

2.2. Вимірювання проективного покриття. Індивідуальне проективне покриття *D. antarctica* у досліджених популяціях вимірювали як частку вкритої цією рослиною площі від загальної поверхні площадки (розміром 3x3 м) у відсотках. Термін «індивідуальне проективне покриття» тут і далі означає частку (у відсотках) площі, зайняту рослинами однієї популяції.

2.3. Біометричні показники та відносний вміст ДНК. Біометричні показники вимірювали на гербарних рослинах, зібраних з кожної дослідної площадки. З кожної площадки відбирали зелені надземні пагони з квітконосами. Вимірювали наступні показники: 1 – висота генеративного пагона, 2 – довжина листка, 3 – довжина суцвіття, 4 – довжина квітки, 5 – кількість квіток у суцвітті. Базові показники вибірки за всіма параметрами наведено в таблиці 1.

Відносний вміст ДНК в ядрі вимірювали на препаратах клітин паренхіми листка, зафарбованих за Фольгеном за методикою, детально описаною в (Parnikoza et al., 2005, 2007, 2011). Для цитофотометрії застосовували зразки листків, зафіксовані безпосередньо під час експедиції.

Таблиця 1.

Географічне положення та коротка екологічна характеристика дослідних площадок з вивчення показників популяційної успішності *D. antarctica* району Адміральської бухти, о. Короля Георга, Південні Шетландські острови

Код популяції	№ площадки	Короткий опис екологічних умов зростання популяції	Індивідуальне проективне покриття, %	Характеристика популяції за схемою, наведеною в примітці					
				вв ДНК	1	2	3	4	5
11Str	11	Популяція <i>D. antarctica</i> , оаза Поїнт-Томаса, S 62°09.765', W 58°27.871', 5 м н. р. м. (тут і далі: метрів над рівнем моря). Гірський схил північно-західної експозиції (30-40°) під колоніями пінгвінів поблизу невеликого струмка на відстані 100 м від узбережжя.	5	100/1.4 ±0.1/ 0.4/98- 2	5/3.4± 0.1/ 0.1/5- 0/0.3	126/2.4 ±0.05/ 0.3/106 -20/0.6	5/2.5± 0.1/ 0.1/5- 0/0.2	33/4.8± 0.1/ 0.2/0- 33/0.5	5/6.6± 1.7/ 14/4- 1/3.4
17Flg	17	Популяції <i>D. antarctica</i> та <i>C. quitensis</i> , оаза Поїнт-Томаса, S 62°09.560', W 58°28.245', 1 м н. р. м. Рівнинна ділянка біля моря на схід від флагштока.	10	100/1.1 ±0.1/ 0.3/99- 1	10/2.2± 0.3/ 0.9/8- 2/0.9	78/1.8± 0.1/ 0.7/67- 11/0.8	10/1.3± 0.2/ 0.3/8- 2/0.5	77/4.7± 0.1/ 0.4/0- 77/0.4	10/7.2 ±1.8/ 34/8- 2/5.5
27Mlt	27	Популяції <i>D. antarctica</i> та <i>C. quitensis</i> , оаза Поїнт-Томаса, S 62°09.748', W 58°28.267', 21 м н. р. м. Схил північно-східної експозиції (5-10°), прорізаний льодовиковим струмком.	90	100/0.9 ±0.1/ 0.3/99- 1	14/3.7± 0.3/ 0.6/9- 5/0.7	119/2.0 ±0.1/ 0.5/107 -12/0.5	13/1.7± 0.2/ 0.3/5- 8/0.5	138/4.9 ±0.02/ 0.1/0- 138/0.3	12/9.8 ±1.2/ 12/6- 6/3.5
29Fer	29	Популяції <i>D. antarctica</i> та <i>C. quitensis</i> , оаза Фераз, S 62°04.985', W 58°23.490', 7 м н. р. м. Рельєф гірський, узвишся з плоскою вершиною; схил східної експозиції 5-10°, насип щебеню.	10	100/3.5 ±0.2/ 3.5/43- 57	3/2.9± 0.5/ 0.7/2- 1/0.7	143/3.4 ±0.2/ 2/72- 71/1	3/1.9± 0.1/ 0.2/1- 2/0.1	27/4.7± 0.1/ 0.3/0- 27/0.5	3/9.0± 1.1/4/ 2-1/1.6
30Itl	30	Популяція <i>D. antarctica</i> , оаза Поїнт-Томаса, S 62°10.349', W 58°31.080', 0 м н. р. м. поблизу підніжжя гірського схилу північної експозиції 5°.	70	81/9.9± 0.8/ 55/1-80	3/2.8± 0.1/ 0.1/2- 1/0.2	81/2.4± 0.1/ 0.6/62- 19/0.8	3/2.2± 0.4/ 0.6/1- 2/0.6	43/5.0± 0.1/ 0.4/0- 43/0.5	3/14± 4.2/ 54/1- 2/6

I. Парнікоза: ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ПОКАЗНИКІВ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ УСПІШНОСТІ ...

31Puh	31	Популяція <i>D. antarctica</i> , оаза Поінт-Томаса, S 62°09.807', W 58°28.151', 100 м н. р. м., площадка на верхівці гірського схилу східної експозиції 5°, поблизу могили Пухальського, на відстані 300-400 м від моря.	25	100/2.2 ±0.1/ 1.2/78- 22	7/2.8± 0.2/ 0.3/3- 4/0.5	128/ 1.61± 0.05/ 0.29/ 99-29/ 0.53	7/1.70± 0.02/ 0.08/5- 2/0.04	64/4.5± 0.2/ 0.3/0- 64/0.5	7/9.1± 1.2/ 10/3- 4/3.0
-------	----	--	----	-----------------------------------	-----------------------------------	---	---------------------------------------	-------------------------------------	----------------------------------

Позначення: ввДНК – відносний вміст ДНК в ядрі, С; 1 – висота генеративного пагона, см; 2 – довжина листка, см; 3 – довжина суцвіття, см; 4 – довжина квітки, мм; 5 – кількість квіток у суцвітті, шт.

Примітка. Схема, за якою наведено дані у відповідних комірках таблиці: кількість вимірених об'єктів/середнє ± середня похибка/дисперсія/кількість значень у класі меншому та рівному за медіанний клас - кількість значень у класі більшому за медіанний клас сумарної вибірки/середньо-квадратичне відхилення.

2.4. Ідейні основи застосованого підходу. Стрес як форма подолання живою системою екстремальних умов мусить мати загальнобіологічний сенс. Це означає, що прояви стресу на рівні клітини, організму та популяції будуть різними: у популяції стрес охоплюватиме не тільки модифікацію окремих організмів та клітин, а й зміну їхньої взаємодії. Ймовірно, що модифікація у відповідь на стрес на різних рівнях зумовлює їхню взаємодію. Ця інформація зафіксована у функціональній спадковій пам'яті, одна з багатьох комбінацій якої реалізується при виникненні відповідних зовнішніх умов (Чураев, 2006). Тому для оцінки успішності популяції варто оцінювати її показники на кількох ієрархічних рівнях – популяційному, організмівому та клітинному. Ще одним показником, який може змінюватися за різних умов зростання на клітинному рівні, є відносний вміст ДНК у ядрі. Спираючись на дані, отримані на прикладі культури клітин рослин (Parnikova et al., 2008, Мірюта, Кунах, 2011) та цілісних рослин і наведені в роботі (Кунах, 2011), можна припустити, що рослини конкретної популяції за зміни умов зростання у градієнті екологічних умов адаптуються до нових умов також за допомогою механізмів функціональної спадкової пам'яті.

2.5. Підходи до аналізу. На основі отриманих результатів вимірювань побудовано розподіли кількості рослин за всіма вимірними біометричними показниками та цитоморфометричними (ввДНК) характеристиками. Розподіли за кожним вищезазваним параметром порівнювали для кожної пари об'єктів (популяцій) за критерієм медіани. Критерій медіани дозволяє порівняти кілька розподілів рослин (або клітин) за певними характеристиками (зокрема, пару розподілів). Порівняння значення критеріальної статистики із відповідними табличними 5% значеннями розподілу χ^2 (для попарних порівнянь це значення дорівнює 3.84) дає можливість визначити достовірність різниці між медіанами вибраних розподілів (Поллард, 1982). Критеріальну статистику вираховували за формулою $\chi^2 = (\text{значення, що спостерігається} - \text{очікуване значення})^2 / (\text{очікуване значення})$. Результати порівняння наведено в умовних одиницях, в яких розраховується значення критеріальної статистики, у табл. 2.

Таблиця 2.

Різниця між медіанами розподілів для різних пар порівнюваних площадок *D. antarctica* району Адміральської бухти о. Короля Георга, за деякими біометричними показниками (1-5), відносним вмістом ДНК в ядрі та за різницями площ індивідуального проективного покриття $|\Delta S|$. Дані розташовані по рангах за різницею площ проективного покриття

Пари дослідних площадок	list	Δ	Різниця між медіанами розподілів для різних пар за					
			ВвДНК	1	2	3	4	5
				Висота генеративного пагона	Довжина листка	Довжина суцвіття	Довжина квітки	Кількість квіток у суцвітті
17Flg - 29Fer	17-29	0	76.14	0	0	0	0	0
11Str - 17Flg	11-17	5	0	0	0	0	0	0
11Str - 29Fer	11-29	5	5.68	0	0	4.44	0	0
17Flg - 31Puh	17-31	15	21.68	0	6.86	0	0	0
31Puh - 29Fer	31-29	15	25.62	0	21.13	0	0	0
11Str - 31Puh	11-31	20	18.94	4.31	14.11	0	0	0
27Mlt - 30Itl	27-30	20	173.96	0	6.57	0	0	0
30Itl - 31Puh	30-31	45	115.42	0	46.64	0	0	0
17Flg - 30Itl	17-30	60	172.98	0	0	0	0	0
30Itl - 29Fer	30-29	60	71.89	0	0	0	0	0
11Str - 30Itl	11-30	65	170.08	0	0	0	0	0
27Mlt - 31Puh	27-31	65	21.68	0	30.76	0	0	0
17Flg - 27Mlt	17-27	80	10.1	0	0	3.98	0	0
27Mlt - 29Fer	27-29	80	76.14	0	4.55	0	0	0
11Str - 27Mlt	11-27	85	0	0	0	5.52	0	0

Ми використали класифікаційні методи прикладної статистики, зокрема, метод екстремального групування ознак, з метою розділення пар об'єктів (популяцій досліджених площадок) на групи таким чином, аби ознаки, що належать до однієї групи, були корельовані між собою сильно, а ознаки, що належать до різних груп, – слабо (Айвазян и др., 1989). Таке розділення було проведене на основі регресійних залежностей величин попарних відстаней медіан розподілів за показниками біометрії рослин або відносного вмісту ДНК у ядрах клітин від різниць індивідуального проективного покриття для пар досліджених площадок.

Було досліджено біометричні характеристики на i -тому об'єкті $X_i=(x_i^{(1)}, x_i^{(2)}, \dots, x_i^{(p)})$, де $p=1 \div 5$ (для $p=1$ – висота генеративного пагона, 2 – довжина листка, 3 – довжина суцвіття, 4 – довжина квітки, 5 – кількість квіток у суцвітті). Досліджено також різницю між медіанами розподілів кількості рослинних клітин за відносним вмістом ДНК у ядрі (ввДНК – шоста характеристика досліджених популяцій $p=6$). Різницю між медіанами розподілів рослин за біометричними показниками та ввДНК розглядали у відносних одиницях у градієнті факторів довкілля, узагальненою характеристикою яких є градієнт площ покриття *D. antarctica* на досліджених площадках (індивідуальна площа покриття є сьомою характеристикою досліджених популяцій $p=7$).

Ми припустили, що різниця за площею проективного покриття є не тільки результуючою дії різних факторів довкілля, а й показником дії цих чинників (які без додаткових досліджень фактично можна вважати латентними показниками); ця різниця у географічному просторі фактично є просторовим ступінчастим градієнтом сумарної дії факторів довкілля.

Оскільки екологічні зв'язки можна описувати перш за все теорією парних взаємодій між групами живих організмів, то ознакою того чи іншого виду взаємних відносин варто вважати певне співвідношення обраної для дослідження пари груп організмів (наприклад, різницю між значеннями або різницю між медіанами розподілів, які позначено $(y_i^{(1)}, y_i^{(2)}, \dots, y_i^{(p)})$). Для аналізу було застосовано метод екстремального групування ознак. Цей метод полягає в такому розділенні сукупності вихідних ознак $y_i^{(1)}, y_i^{(2)}, \dots, y_i^{(p)}$ на p' груп $S_i^{(1)}, S_i^{(2)}, \dots, S_i^{(p')}$ (в нашому випадку $p'=2$, тобто на групи $S_i^{(1)}, S_i^{(2)}$), аби ознаки, що належать до однієї групи, були б корельовані відносно сильно, тоді як ознаки, що належать до різних груп, були б корельовані слабо. Виявлення ступеню кореляції проведено в моделях регресії (Поллард, 1982, Айвазян и др., 1989).

Під час побудови залежностей регресійного типу головним питанням є виявлення порівняно невеликої кількості p' (у нашому випадку $p'=2$) змінних (з апріорного набору $(x_i^{(1)}, x_i^{(2)}, \dots, x_i^{(p)})$, які найбільш суттєво впливають на поведінку досліджуваної результуючої ознаки y). Ми вважаємо величиною y набори величин «різниця медіан розподілів за фенотиповими характеристиками» або «різниця медіан розподілів за характеристикою ввДНК», які досліджували залежно від набору величин «різниця площ проективного покриття» (x). Остання містить у собі кілька латентних характеристик, які, в свою чергу, характеризують відмінності між кожними двома дослідженими пробними ділянками. Було розглянуто також випадок, коли величиною y вважали набір величин «різниця медіан розподілів за фенотиповими характеристиками», який досліджували залежно від набору величин «різниця медіан розподілів за характеристикою ввДНК» (x).

3. Результати та їх обговорення

Дані регресійного аналізу до та після застосування методу екстремального групування різниці для пар показників «біометричні ознаки» (ΔPh) – «проективне покриття» ($|\Delta S|$), «відносний вміст ДНК в ядрі» (ΔcD) – «проективне покриття» ($|\Delta S|$), «біометричні ознаки» (ΔPh) – «відносний вміст ДНК в ядрі» (ΔcD) наведено на рис. 1–3.

Для кожної пари різниць ознак було виділено групи, які мають значиму позитивну кореляцію, вони позначені нижнім індексом 1, та групи, які мають значиму негативну кореляцію або тенденцію до неї (тобто кореляції трохи не досягають значимих величин), вони позначені нижнім індексом 2 (див. рис. 1–3).

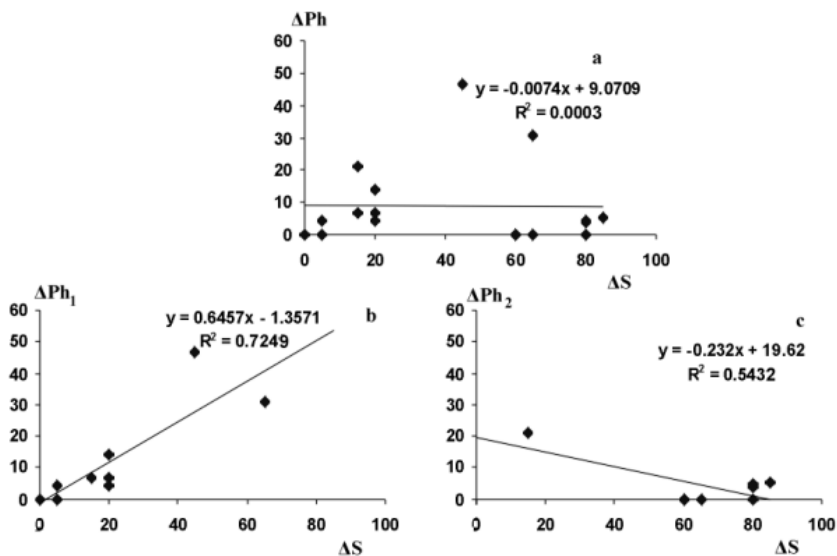


Рис. 1. Залежність різниці між розподілами рослин *D. antarctica* за біометричними характеристиками (ΔPh) (1 – висота генеративного пагона, 2 – довжина листка, 3 – довжина суцвіття, 4 – довжина квітки, 5 – кількість квіток у суцвітті) від різниці площ проективного покриття $|\Delta S|$: **a** – для всіх різниць досліджених величин між усіма дослідженими площадками; **b** – для різниць, які мають залежність з позитивною кореляцією між ΔPh_1 та $|\Delta S|$, отриману методом найменших квадратів; **c** – для різниць, які мають залежність з негативною кореляцією між ΔPh_2 та $|\Delta S|$. На графіках **a,b,c** наведено рівняння прямих регресії, проведених методом найменших квадратів, та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції між значеннями ΔPh , ΔPh_1 , ΔPh_2 та $|\Delta S|$. Значення критеріальної статистики для величин R^2 , наведених на графіках: **a** – $F_{1,16}=0.00001$ (не перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=17$ ($F_{1,15}=4.54$)), **b** – $F_{1,7}=18.445$ та **c** – $F_{1,6}=7.134$ (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=9$ ($F_{1,7}=5.59$) та $N=8$ ($F_{1,6}=5.99$)), що означає відсутність лінійної залежності у першому випадку і наявність лінійної залежності у другому та третьому випадках.

Порівняння трьох груп із позитивною кореляцією між градієнтами величин, відкладених за абсцисою та ординатою (рис. 1–3), дозволило вичленувати пари географічних точок, які належать до одного кластера за трьома показниками ($|\Delta S|$, ΔPh , ΔcD), які на рис. 4, 5 позначені трьома з'єднуючими лініями: **11-17**, **11-29**, **17-31**. Цікаво відзначити, що популяції всіх площадок, які утворюють відмічені жирним шрифтом пари, мають індивідуальне проективне покриття не більше 25%. Це означає, що для цих пар географічних точок із збільшенням ΔcD збільшується ΔPh , із збільшенням ΔcD та ΔPh збільшується $|\Delta S|$. З нашої точки зору це означає, що стратегія виживання для популяцій в межах цього ареалу може бути викликана успішністю кожної рослини (збільшення біометричних параметрів) ($\Delta Ph \rightarrow |\Delta S|$), яка в свою чергу викликана зміною кількості ввДНК за такої зміни умов зростання ($\Delta cD \rightarrow \Delta Ph$). Що веде, в кінцевому вигляді, до зміни проективного покриття $\Delta cD \rightarrow \Delta Ph \rightarrow |\Delta S|$. Якщо розглядати вплив зміни кількості ввДНК на стратегію виживання популяції ($\Delta cD \rightarrow |\Delta S|$) та вплив збільшення успішності рослини на стратегію виживання популяції ($\Delta Ph \rightarrow |\Delta S|$) незалежно одне від одного, то можна сказати, що до цього кластера (на рис. 4, 5 позначені двома з'єднуючими лініями) належать такі пари досліджених площадок: **11-17**, **11-29**, **17-31**, **11-31**. Якщо розглядати вплив зміни кількості ввДНК на збільшення успішності рослини ($\Delta cD \rightarrow \Delta Ph$) незалежно від $|\Delta S|$, то можна сказати, що до цього кластера (на рис. 4, 5 позначені однією з'єднуючою лінією) належать такі пари досліджених площадок: **11-17**, **11-29**, **17-31**, **30-31**, **27-31**, **17-27**, **11-27**, **27-30**.

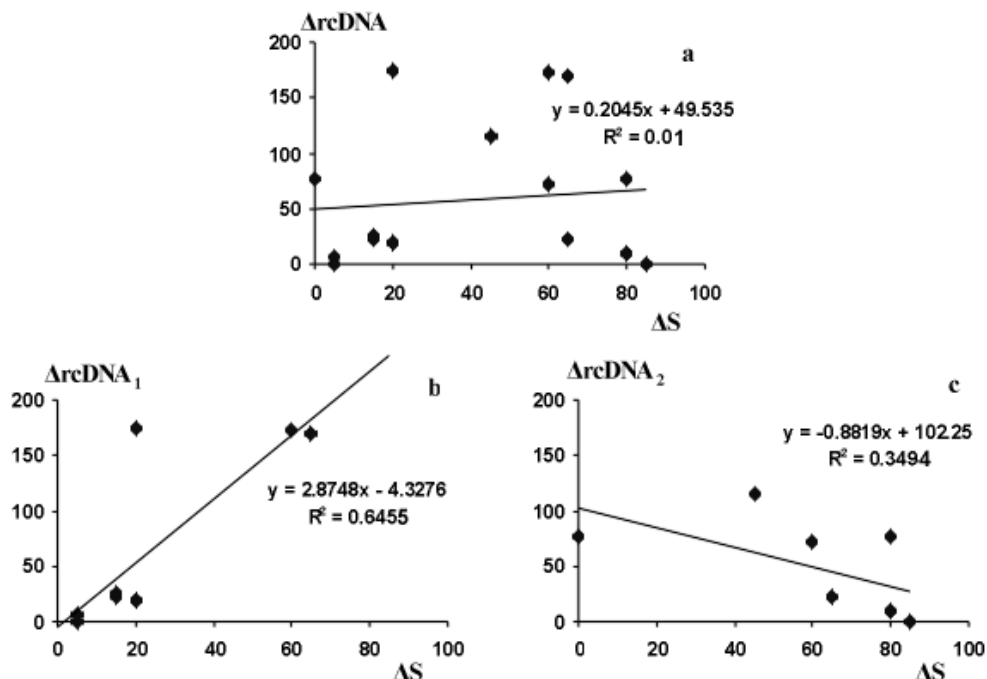


Рис. 2. Залежність різниці між розподілами клітин у листках рослин *D. antarctica* (ΔrD) за характеристикою відносний вміст ДНК в ядрі (related content of DNA in nucleous (ΔrD)) від різниці площі проективного покриття $|\Delta S|$: **a** – для всіх різниць досліджених величин між усіма дослідженими площадками; **b** – для різниць, які мають залежність з позитивною кореляцією між ΔrD_1 та $|\Delta S|$, отриману методом найменших квадратів; **c** – для різниць, які мають залежність з негативною кореляцією між ΔrD_2 та $|\Delta S|$. На графіках **a,b,c** наведено рівняння прямих регресії, проведених методом найменших квадратів, та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції. Значення критеріальної статистики для величин R^2 , наведених на графіках: **a** – $F_{1,15}=0.15$ (не перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=17$ ($F_{1,15}=4.54$)), **b** – $F_{1,7}=12.747$ та **c** – $F_{1,6}=3.21$ (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для **b**: $N=9$ ($F_{1,7}=5.59$) та не перевищують для **c**: $N=8$ ($F_{1,6}=5.99$)), що означає відсутність лінійної залежності у першому випадку і наявність лінійної залежності в другому, у третьому випадку статистично достовірного перевищення немає, але значення критеріальної статистики у випадку **c** значно перевищує відповідне значення у випадку **a**.

Виділені жирним шрифтом у тексті пари площадок, у випадку яких спостерігали позитивну кореляцію за всіма комбінаціями досліджених параметрів успішності, – **11-17**, **11-29**, **17-31**, формально можуть відповідати такій комбінації умов, що є найбільш сприятливою за всіма застосованими індикаторами (рис. 5). Таким чином, вдається виділити своєрідні кластери комплексної популяційної успішності. Не дивлячись на те, що популяції всіх площадок, які утворюють відмічені жирним шрифтом пари, мають індивідуальне проективне покриття не більше 25%, вони здаються більш успішними, ніж ті популяції, які мають індивідуальне проективне покриття 70–90%.

Усі інші виявлені варіанти взаємодії підтверджують припущення про складний взаємозв'язок змін показників в умовах, які за невиявленим прихованим показником не є оптимальними. Зрозуміло, що у випадку моніторингу якогось одного параметра кожен такий випадок оптимальності за одним параметром можна помилково прийняти за оптимальний для популяції.

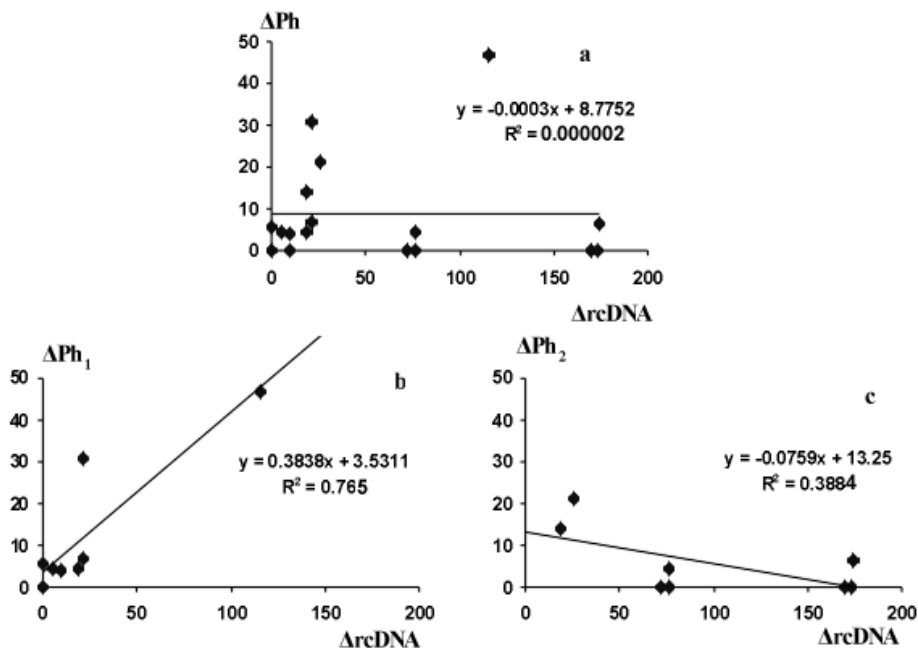


Рис. 3. Залежність різниці між розподілами рослин *D. antarctica* за біометричними характеристиками (ΔPh) (1 – висота генеративного пагона, 2 – довжина листка, 3 – довжина суцвіття, 4 – довжина квітки, 5 – кількість квіток у суцвітті) від різниці між розподілами клітин у листках за відносним вмістом ДНК в ядрі (related content of DNA in nucleus) (ΔrcD): **a** – для всіх різниць досліджених величин між усіма дослідженими площадками; **b** – для різниць, які мають залежність з позитивною кореляцією між ΔPh та ΔrcD , отриману методом найменших квадратів; **c** – для різниць, які мають залежність з негативною кореляцією між ΔPh та ΔrcD . На графіках **a, b, c** наведено рівняння прямих регресії, проведених методом найменших квадратів, та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції. Значення критеріальної статистики для величин R^2 , наведених на графіках: **a** – $F_{1,14}=0.00001$ (не перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=16$ ($F_{1,14}=4.60$)), **b** – $F_{1,6}=19.530$ та **c** – $F_{1,6}=3.81$ (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=8$ ($F_{1,6}=5.99$) у випадку **b** та не перевищують у випадку **c**), що означає відсутність лінійної залежності у першому випадку і наявність лінійної залежності в другому, у третьому випадку статистично достовірного перевищення немає, але значення критеріальної статистики у випадку **c** значно перевищує відповідне значення у випадку **a**.

Зважаючи на це, планування довгострокового моніторингу показників успішності, зокрема, згідно з Державною цільовою науково-технічною програмою проведення досліджень в Антарктиці на 2011–2020 рр. запланованого до виконання на Українській антарктичній станції Вернадський, має включати одночасний моніторинг усіх параметрів, аналіз яких може здійснюватись на основі запропонованого нами підходу.

Варто зазначити, що порівнювані тут показники популяційної успішності недостатньо вимірюються в практиці моніторингових досліджень, які проводяться полярними станціями інших країн. Так, лише у випадку показника покриття можна відзначити, що досі в антарктичних дослідженнях користувалися переважно загалом аналогічними та порівнюваними з ним показниками кількості екземплярів в одному популяційному локусі (Fowbert, Smith, 1994; Parnikoz et al., 2009) та показниками щільності індивідів (density of individuals) (Vera, 2011). Як можливі індикатори потепління пропонувалися показники біомаси генеративної та вегетативної частини рослин (Convey, 1996; Day et al., 2008). Ми пропонуємо доповнити їх ширшим спектром біометричних параметрів та за можливістю супутнім цитоморфометричним, а також і молекулярним аналізом.

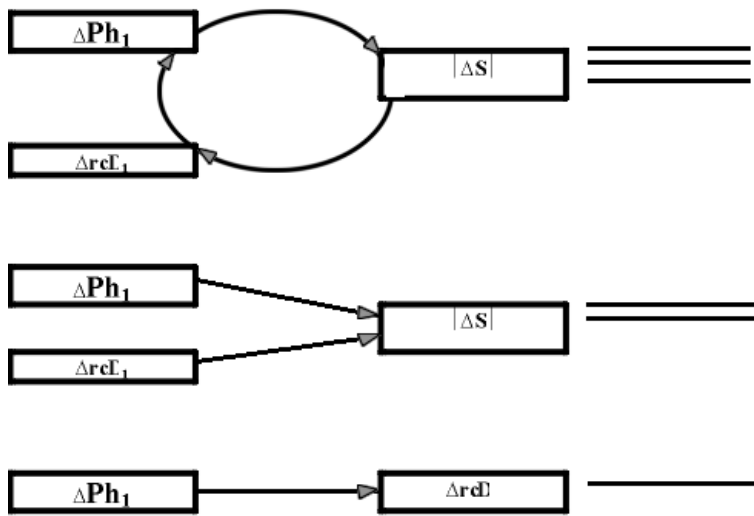


Рис. 4. Позначення, введені для виокремлення трьох груп попарних порівнянь досліджених параметрів для кожної пари досліджених площадок *D. antarctica*, що мають позитивну кореляцію між величинами, відкладеними за абсцисою та ординатою (рис. 1–3):

Попарні порівняння: ΔPh – відстань між медіанами розподілів рослин за морфометричними характеристиками, ΔrcD – відстань між медіанами розподілів клітин у рослині за відносним вмістом ДНК в ядрі, $|\Delta S|$ – різниця величин проективного покриття, значення різниць величин далі розглядалося за абсолютним значенням.

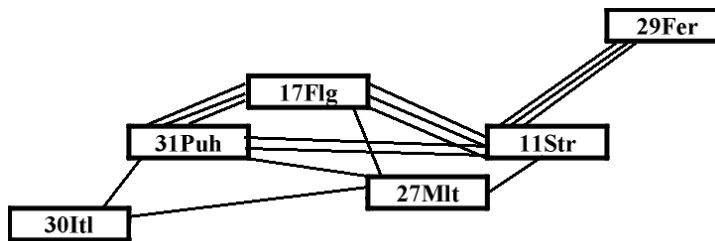


Рис. 5. Пари досліджених площадок *D. antarctica*, які належать до одного кластера за трьома показниками, з'єднані трьома лініями (кластер комплексної популяційної успішності), за двома показниками – з'єднані двома та трьома лініями та за одним показником – з'єднані однією та трьома лініями. Позначення коду популяції наведені у табл. 1.

4. Висновки

1. Проведено комплексне вивчення шести популяцій *Deschampsia antarctica*, що зростають у районі Адміральської бухти (о. Короля Георга), за індивідуальним проективним покриттям, деякими біометричними параметрами та відносним вмістом ДНК в ядрах клітин паренхіми листків.

2. Виявлено, що екстремальне групування значень попарних порівнянь популяцій на досліджених площадках природного зростання *D. antarctica*, вивчених за такими показниками популяційної успішності, як біометричні ознаки (ΔPh) – проективне покриття ($|\Delta S|$), відносний вміст ДНК в ядрі (ΔrcD) – проективне покриття ($|\Delta S|$), біометричні ознаки (ΔPh)

– відносний вміст ДНК в ядрі (ΔrcD) за допомогою лінійного регресійного аналізу, дозволило для кожної порівнюваної пари виділити групи, що мають значиму позитивну кореляцію вивчених показників, та групи, що мають значиму негативну кореляцію або тенденцію до неї.

3. Встановлено, що в частині випадків (позитивна кореляція) популяційна успішність за одним з досліджених показників корелювала з успішністю за іншими показниками. У випадку негативної кореляції популяціями ймовірно було обрано стратегію, за якою збільшення одного параметра супроводжувалося зменшенням іншого (можливо, за рахунок компенсаторного ефекту).

4. Виділено популяції, які на основі успішності за всіма вивченими параметрами утворили своєрідні кластери комплексної популяційної успішності.

5. Моніторинг стану популяції антарктичних судинних рослин, зокрема *D. antarctica*, необхідно проводити на основі більшої кількості показників успішності, визначення ж оптимальних умов – шляхом пошуку кореляції за кожним з досліджених параметрів. За одним показником (наприклад, проективне покриття S) не можна судити про популяційну успішність.

Подяки. Ми висловлюємо подяку Національному антарктичному науковому центру Державного агентства з питань науки, інновацій та інформатизації України за підтримку цього дослідження. Це дослідження виконане в рамках угоди між Національним антарктичним науковим центром Державного агентства з питань науки, інновацій та інформатизації України й Інститутом молекулярної біології та генетики № Н/3-2011 «Розробка системи біоіндикації кліматичних змін в Прибережній Антарктиці за параметрами динаміки наземних рослинних ценозів» (2011-12), а також є результатом спільного проекту поміж НАН України і Польською академією наук «Екологічні та генетичні основи адаптації рослин до екстремальних умов довкілля» (2012-14).

Література

Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков І.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности. – М.: Финансы и статистика. – 1989. – 606 с. (Aivazyan S.A., Buchstaber V.M., Yenyukov I.S., Meshalkin L.D. Applied statistics. Classification and reduction of dimensionality. – Moscow: Finansy i statistika. – 1989. – 606 p.)

Вульф Е.В. Полиплоидия и географическое распространение растений // Усп. совр. биологии. – 1937. – Т. 7. – С. 161–197.

Кунах В.А. Жебраковские чтения. III. Онтогенетическая пластичность генома как основа адаптивности растений / Ин-т генетики и цитологии НАН Беларуси; отв. ред. А.В. Кильчевский. – Минск. Право и экономика. – 2011. – 56 с.

Мірюта Н.Ю., Кунах В.А. Динаміка клітинних систем *in vitro*. 2. Організація у часі і стійкість як системи культури тканин раувольфії зміної на пасажному рівні // Біотехнологія. – 2011. – Т. 4, № 6. – С. 16–29. (Miryuta N. Yu., Kunakh V. A. Dynamic of cell population systems *in vitro*. 2. Temporal organization and robustness of *Rauwolfia serpentina* Benth. culture tissues system at passage level organization)

Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. – Москва: Финансы и статистика. – 1982. – 344 с. (Pollard J.H.P. A handbook of numerical and statistical techniques. – Moscow: Finansy i statistika. – 1982. – 344 p. Cambridge University Press)

Строгонов Б.Р. Растительный метаболизм в условиях засоления : Материалы XXXIII Тимирязевских чтений. – М.: Наука, 1973. – 50 с.

Чураев Р.Н. Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе // Генетика. – 2006. – Т.42, №9. – С. 1276–1296.

Convey P. Maritime Antarctic climate Change: Signals from terrestrial biology // Antarctic Research Series. – 2003. – V. 79. – P. 145–158.

Convey P. Reproduction of Antarctic vascular plants // *Antarctic Science*. – 1996. – V. 8, № 2. P. 127–134.

Day A. T., Ruhland C. T., Xiong F. S. Warming increases aboveground plant biomass and C stock in vascular-plant-dominated Antarctic tundra // *Global Change Biology*. – 2008. – V. 14. – P. 1827–1843.

Fowbert J.A. and Smith R.L. Rapid population increases in native vascular plants in the Argentine Islands Antarctic Peninsula. *Arctic and Alpine Research*. – 1994. – Vol. 26. – P. 290–296.

Gielwanowska I. Specyfika rozwoju antarktycznych roślin naczyniowych *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. i *Deschampsia antarctica* Desv. Rozprawa habilitacyjna. Wydawnictwo Uniwersytetu Warmińsko-Mazurskiego, Olsztyn. – 2005. – 170 p.

Grime J. P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Second edition. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester-et al. – 2002. – 456 p.

Korsun S., Kozeretska I., Parnikoza I., Sharivska L., Lugovska K., Klimenko I. Effect of natural and anthropogenic factors on the chemical composition of soils of the King George in the maritime Antarctica *Agroecological Journal*. – 2008. – №4. P. 20–25.

Parnikoza I.Yu., Loro P., Miryuta N.Yu., Kunakh V.A., Kozeretska I.A. The influence of some Environmental factors on Cytological and Biometric parameters and Chlorophyll content of *Deschampsia antarctica* Desv. in maritime Antarctic // *Cytology and Genetics*. – 2011 – V. 45. – №3. – P. 170–176.

Parnikoza I., Convey P., Dykyy I., Trokhymets V., Milinevsky G., Tyschenko O., Inozemtseva D. and Kozeretska I. Current Status of the antarctic herb tundra formation in the Central Argentine Island // *Global Change Biology*. – 2009. – V. 15. – P. 1685–1693.

Parnikoza I., Miryuta N., Mazur M., Maidanyuk D. and Kozeretska I. Interpopulation heterogeneity of *Deschampsia antarctica* Desv. according to the variability of nucleus areas and the relative level of DNA in different tissues of leaves // *Ukr. Antarct. J.* – 2005. – V. 3. – P. 128–134.

Parnikoza I.Yu., Inozemtseva D.M., Tyschenko O.V., Mustafa O., Kozeretska I.A. Antarctic herb tundra colonization zones in the context of ecological gradient of glacial retreat // *Ukrainian Botanical Journal*. – 2008. – V. 65. – P. 504–511.

Parnikoza I.Yu., Miryuta N.Yu., Al-Ammouri Yu., Kunakh V.A. *Rauwolfia serpentina* Benth. Cell populations dynamic in the context of different cultivation conditions in vitro // *Biopolymers and Cell*. – 2008. – V. 24, № 4. – P. 300–309.

Parnikoza I.Yu., Miryuta N.Yu., Maidanyuk D.N., Loparev S.A., Korsun S.G., Budzanivska I.G., Shevchenko T.P., Polischuk V.P., Kunakh V.A. and Kozeretska I.A. Habitat and leaf cytogenetic characteristics of *Deschampsia antarctica* Desv. in Maritime Antarctic // *Polar Science*. – 2007. – V. 1, P. 121–127.

Smith R.I.L., Corner R.W.M. Vegetation of the Arthur Harbour –Argentine Islands region of the Antarctic Peninsula *Br. Antarct. Surv. Bull.* – 1973. – V. 33&34. P. 89–122.

Turner J., Colwell S.R., Marshall G.J., Lachlan-Cope T.A., Carleton A.M., Jones P.D., Lagun V., Reid P.A., Iagovkina S. Antarctic climate change during the last 50 years. *International Journal of Climatology*. – 2005. – V. 25: P. 279–294.

Vera M.L. Colonization and demographic structure of *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* along an altitudinal gradient on Livingston Island, south Shetland Islands, Antarctica // *Polar research*. – 2011. – V. 30. – P. 7146.

Westhoff V. and van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach. In: Whittaker, R.H. (ed.) *Handbook of vegetation science, part 5, Classification and ordination of communities*. – 1973. – P. 617–726. Junk, The Hague.