

УДК 575.17 (582.542.11)

П'ЯТИРІЧНА ДИНАМІКА ЗВЕДЕНОГО ЛАТЕНТНОГО ПОКАЗНИКА ПРИСТОСОВУВАНOSTІ ПОПУЛЯЦІЙ *DESCHAMPSIA ANTARCTICA* (ROSEAE) ОСТРОВА ГАЛІНДЕЗ (АРГЕНТИНСЬКІ ОСТРОВИ, МОРСЬКА АНТАРКТИКА)

Н. Мірjuta^{1,2}, І. Парнікоза^{1,2}, М. Олійник³, Є. Сметана³, Г. Мирjuta¹, О. Поронник¹, В. Кунах¹

¹ Інститут молекулярної біології і генетики НАН України, вул. акад. Заболотного, 150, м. Київ, 03143;
i.yu.parnikoza@imb.org.ua

² Державна установа Національний антарктичний науковий центр МОН України, бульв. Тараса Шевченка, 16, м. Київ, 01601

³ Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, 01601

Реферат. Мета. Охарактеризувати динаміку комплексної пристосовуваності *Deschampsia antarctica* (Rosaceae) о. Галіндез, Аргентинські острови, Морська Антарктика впродовж п'яти антарктичних літніх сезонів. **Методи.** Застосовано методи визначення проєктивного покриття та вимірювання морфометричних показників досліджених популяцій *D. antarctica*: довжина листка, довжина суцвіття, довжина квітки, кількість квіток у суцвітті. Спектри запасних і захисних білків насіння досліджено за допомогою електрофореза в поліакриламідному гелі. Для отримання комплексного показника пристосовуваності — зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП) застосовано метод екстремального групування. Оцінку ЗЛПП проводили за допомогою попарних порівнянь рядів показників. **Результати.** Отримано п'ятирічні тренди ЗЛПП для досліджених популяцій *D. antarctica* о. Галіндез. **Висновки.** Досліджені популяції за характером тренда динаміки комплексної пристосовуваності можна на цьому етапі об'єднати у три окремі групи, в яких тренд ЗЛПП проходить через максимум, через мінімум, або демонструє коливальний процес. Така індивідуальність, ймовірно, пов'язана з мікроумовами зростання. Подальше поповнення ряду динаміки комплексної пристосовуваності дозволить підтвердити чи спростувати коливальний характер тренду ЗЛПП, а також провести порівняння цього ряду з рядами динаміки деяких кліматичних показників.

Ключові слова: *Deschampsia antarctica*, динаміка зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП), Аргентинські острови, Морська Антарктика.

ПЯТИЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СВОДНОГО ЛАТЕНТНОГО ПОКАЗАТЕЛЯ ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ *DESCHAMPSIA ANTARCTICA* (ROSEAE) ОСТРОВА ГАЛІНДЕЗ (АРГЕНТИНСКИЕ ОСТРОВА, МОРСКАЯ АНТАРКТИКА)

Н. Мирjuta^{1,2}, И. Парникоза^{1,2}, М. Олейник³, Е. Сметана³, А. Мирjuta¹, О. Поронник¹, В. Кунах¹

¹ Інститут молекулярної біології і генетики НАН України, г. Киев; i.yu.parnikoza@imb.org.ua

² Государственное учреждение Национальный антарктический научный центр МОН Украины, г. Киев

³ Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, г. Киев

Реферат. Цель. Охарактеризовать динамику комплексной приспособленности *Deschampsia antarctica* (Rosaceae) о. Галіндез, Аргентинские острова, Морская Антарктика на протяжении пяти антарктических летних сезонов. **Методы.** Используются методы определения проєктивного покрытия и измерения морфометрических показателей исследованных популяций *D. antarctica*: длина листка, длина соцветия, длина цветка, количество цветков в соцветии. Спектры запасных и защитных белков семян были исследованы с помощью электрофореза в полиакриламидном геле. Для получения комплексного показателя приспособленности — сводного латентного показателя приспособленности (СЛПП) применен метод экстремальной группировки. Оценку СЛПП проводили с помощью попарных сравнений рядов показателей. **Результаты.** Получены пятилетние тренды СЛПП для исследованных популяций *Deschampsia antarctica* о. Галіндез. **Выводы.** Исследуемые популяции по характеру тренда динамики комплексной приспособленности можно на этом этапе объединить в три отдельные группы, в которых тренд СЛПП проходит через максимум, через минимум или демонстрирует колебательный процесс. Такая индивидуальность, вероятно, связана с микро-условиями произрастания. Дальнейшее пополнение ряда динамики комплексной приспособленности позволит подтвердить или опровергнуть колебательный характер тренда СЛПП, а также провести сравнение этого ряда с рядами динамики некоторых климатических показателей.

Ключевые слова: *Deschampsia antarctica*, динамика сводного латентного показателя приспособленности (СЛПП), Аргентинские острова, Морская Антарктика.

FIVE SEASONS DYNAMIC OF ADAPTABILITY UNITED LATENT QUALITY INDICATOR OF *DESCHAMPSIA ANTARCTICA* (POACEAE) POPULATION OF GALINDEZ ISLAND (ARGENTINE ISLANDS, MARITIME ANTARCTIC)

N. Miryuta^{1,2}, I. Parnikoza^{1,2}, M. Oliinyk³, E. Smetana³, G. Myryuta¹, O. Poronnik¹, V. Kunakh¹

¹ Institute of Molecular Biology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, i.yu.parnikoza@imbg.org.ua

² State Institution National Antarctic Scientific Center, Ministry of Education and Science of Ukraine, Kyiv

³ Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv

Abstract. Main objective of the study has been complex adaptability dynamics characterization of *Deschampsia antarctica* (Poaceae), Galindez Island, maritime Antarctic during five summer seasons. **Methods.** For each of the studied populations stuff the cover of *D. antarctica* as vertical (upright) projection of green plant parts on the ground surface was measured using a standardized approach. Biometric parameters of all samples were measured on air-dried specimens and included: leaf length, single flower length, inflorescence length, and the number of flowers on an inflorescence. Protein densitometry profiles of seeds for studied *D. antarctica* populations were analyzed. To obtain a complex adaptability indicator — united latent quality indicator (ULQI) of adaptability the method of extreme grouping has been applied. The evaluation of the adaptability united latent quality indicator was performed using pairwise comparisons of the series of characteristics. **Results.** The trends of adaptability united latent quality indicator has been received in the stuff of six *D. antarctica* populations during five season. **Conclusions.** The nature of adaptability united latent quality indicator dynamic trend allowed to group investigated populations by form of trend to three groups: passage through maximum, passage through minimum or demonstrated oscillation process. Such individuality probably connected with microhabitat conditions. Next row addition of united latent quality indicator of adaptability dynamics would allow to confirm or reject the oscillating nature of the trend and to compare it with some climatic indicator dynamics.

Key words: *Deschampsia antarctica*, dynamic of adaptability united latent quality indicator, Argentine Islands, maritime Antarctic

1. Вступ

Відповідь біоти Антарктики на глобальні кліматичні зміни, вивчення історії її адаптації та прогнозування майбутнього розвитку за антропогенних впливів визначена науковою спільнотою як пріоритет біологічних досліджень в Антарктиці (Kennicutt et al., 2014). У таких умовах біологічні дослідження, так само як інші види антарктичних досліджень – метеорологічні, магнітометричні тощо, мають проводитися шляхом щорічного моніторингу. Для реалізації такого моніторингу необхідно визначитися з дослідним полігоном та набором придатних для регулярного вимірювання показників. У районі Аргентинських островів Морської Антарктики як дослідний полігон ми обрали острів Галіндез, як об'єкт моніторингу – щучник антарктичний *Deschampsia antarctica* E. Desv. – знак, який показав себе як чутливий індикатор змін довкілля (Fowbert et al. 1994; Parnikoza et al. 2009).

У 2006—2014 рр. на острові Галіндез створено мережу дослідних площадок для регулярного вивчення популяцій *D. antarctica* (Мірюта та ін., 2015). Ці ділянки відбивають різноманіття умов зростання щучника антарктичного, і, як ми припускаємо, репрезентують різні мікрокліматичні умови зростання цієї рослини на острові. Що стосується показників, які мають бути виміряні, то в попередніх роботах ми показали можливість використання низки показників популяцій та індивідуальних особин щучника антарктичного, які інтерпретуються нами як показники пристосовуваності (Parnikoza et al., 2015).

Пристосовуваність можна визначити як можливість реагувати на неочікувані зміни в навколишньому середовищі (Congrad, 1983; Мусієнко та ін., 2004). Різні ознаки пристосовуваності для антарктичних організмів використовували також й інші дослідники (Convey, 1996a,b; Day et al., 2008). Проте вони застосовували їх лише поодиночі. Згідно з визначенням Державною науково-технічною програмою проведення досліджень в Антарктиці на 2011—2020 рр. завданням, вивчення динаміки наземних екосистем передбачає побудову моделі залежностей між кліматичними показниками та показниками біологічних об'єктів-індикаторів, зокрема щучника антарктичного. Відповідно до цього завдання ми опрацювали комплексне застосування низки показників, які використовують для оцінки комплексної пристосовуваності: проективне покриття як показник зайнятої території, біометричні показники дорослих рослин у популяції (Causton, Venus, 1981; Dietz, Steinlein, 1996; Мірюта та ін., 2014, 2015; Parnikoza et al., 2015), показник накопичення запасних та захисних білків насіння як показник продукції життєздатного насіння в умовах змін мікрооточення (Convey, 1996 a,b). У межах комплексної пристосовуваності популяції збільшення за одним показником не обов'язково буде супроводжуватись збільшенням за іншими показниками. Отже, інтерпретація можлива лише на підставі аналізу відношень між низкою вимірюваних показників, для чого використовують комплексну оцінку за зведеним латентним показником пристосовуваності (ЗЛПП) (Мірюта та ін., 2014, 2015; Parnikoza et al., 2015). Цей показник, що відображає суму взаємодії вимірюваних показників, ймовірно, є відбитком комплексу умов місцезростання в кліматичних умовах поточного сезону. Генезис формування такої комплексної відповіді лишається поки що чорним ящиком, проте, вірогідно, він може бути пов'язаний з епігенетичними системами різної складності, та функціонуванням динамічної спадкової пам'яті (Чураєв, 2006; Tchuraev, 2006; Мірюта, Кунах, 2012). З огляду на виявлену в попередніх дослідженнях мінливість зведеного латентного показника пристосовуваності *D. antarctica* острова Галіндез, показано необхідність його розрахунку для кожного конкретного сезону.

Метою даного дослідження було обробити польові матеріали, зібрані під час 20-ї (2015/2016) та 21-ї (2016/2017 р.) Української антарктичної експедиції, щоб доповнити вже побудовану динаміку ЗЛПП за попередні три роки (Мірюта та ін., 2015), побудувати та охарактеризувати динаміку зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП) *D. antarctica* з моніторингових ділянок острова Галіндез для п'яти років.

Біологічним сенсом ЗЛПП є комплексна пристосовуваність популяції у відповідь на вплив мікрооточення, яке за умов дослідження у динаміці сезонів виглядає як загальний тренд адаптації.

2. Матеріали та методи

2.1. Район та об'єкт дослідження.

У південні літні сезони 2012/2013, 2013/2014, 2014/2015, 2015/2016 та 2016/2017 рр. (кожне антарктичне літо поділено між двома роками, зважаючи на це для окреслення кожного моніторингового року ми тут і далі також будемо вживати поняття антарктичного сезону, наприклад, сезон 2012/2013 рр.). Для обрахунку використовували дані для 10 популяцій *D. antarctica* з острова Галіндез – центрального острова Аргентинського архіпелагу:

D1 – популяція на берегових скелях Маріна Поїнт біля метеостанції, 65°14.686' S 64°15.348' W;

D2 – популяція на Маріна Поїнт біля головного приміщення станції, 65°14.740' S, 64°15.409' W;

D3 – популяція на вежі Леопарда, Пінгвін Поїнт, 65°14.851' S, 64°14.468' W;

D4 – популяція на скелі Корабель, Пінгвін Поїнт, 65°14.917' S, 64°14.291' W;

D5 – популяція на верхній терасі куполу Говорухи під г. Анни, 65°14.896' S; 64°14.726' W;

D6 – популяція біля точки поширення перлинниці (*Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl.) на гребені Розточчя, 65°14.880' S, 64°14.555' W;

D9 – популяція на скельному схилі гребеня Шия за великим будинком Магнітки, 65°14.732' S, 64°14.967' W (point 24);

D10 – популяція на мисі Магніт, 65°14.704' S, 64°15.160' W;

D11 – популяція на Цвинтарному гребені поблизу павільйону надзвичайно низьких частот (ННЧ); 65°14.770' S, 64°14.874' W;

D12 – популяція на схилі Мартинячої вежі на Стелла Поїнт, 65°14.847' S, 64°15.172' W.

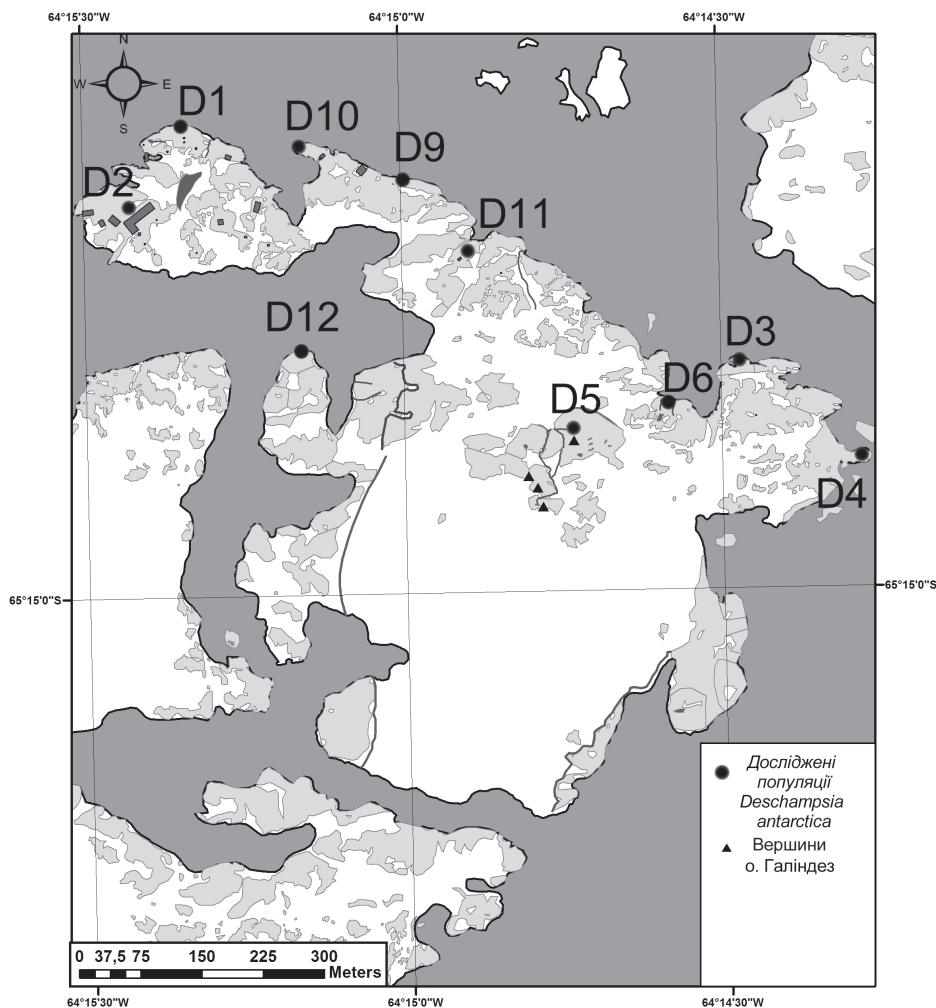


Рис. 1. Мапа розташування досліджених популяцій *Deschampsia antarctica* на острові Галіндез. Топографічна основа А. Березкіна, І. Парнікоза, 2017.

Fig. 1. Location map of the investigated populations of *Deschampsia antarctica* on Galindez Island, Topography base A. Berezkina, I. Parnikoza, 2017.

2.2. Методи дослідження

Вивчали площу проективного покриття та біометричні показники (довжина листка, довжина суцвіття, довжина квітки, кількість квіток у суцвітті) як показники пристосовуваності за методологією, описаною раніше (Парнікоза та ін., 2013; Мірюта та ін., 2014, 2015; Parnikoza et al., 2015).

Досліджували також спектри запасних і захисних білків насіння, яке відбирали з п'яти суцвіть, взятих з кожної популяції. Екстрагування, електрофоретичне розділення та денситометрію проводили згідно методик, детально викладених в (Мірюта та ін., 2015). Для денситометрії використовували цифрові фотографії. Визначали частки окремих груп білків, характерних для насіння злакових (Созинов, 1985), вимірюючи відповідні площі під піками денситограми по відношенню до площ загального пулу білків за допомогою програми ScionImage (<http://scion-image.software.informer.com/4.0/>).

2.3. Статистичний аналіз

Кінцевою метою аналізу методами прикладної статистики було отримання зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП), як відбитку конкретних умов мікросередовища кожної дослідженої популяції на основі порівняння трьох показників в динаміці п'яти досліджених сезонів. Оцінений в балах ЗЛПП для кожної з аналізованих популяцій є виміром адаптованості популяції до конкретних мікроумов зростання. Нульове значення ЗЛПП інтерпретується як максимальна координація досліджуваних показників пристосовуваності. Позитивні значення ЗЛПП відповідають односпрямованим, а негативні значення — різноспрямованим змінам між дослідженими показниками. Тобто, набір вимірних параметрів характеризує ступінь пристосовуваності популяцій до певної комбінації мікроумов, які не піддаються безпосередньому вимірюванню, і є латентним показником (Парнікоза та ін., 2013; Мірюта та ін., 2014, 2015; Parnikoza et al., 2015).

Для отримання ЗЛПП на першому етапі ми застосували такий евристичний метод зниження розмірності, як метод екстремального групування показників (Айвазян і др., 1989). У рамках застосованого евристичного підходу оцінку ЗЛПП проводили за допомогою попарних порівнянь. Цей метод є досить простим для експертів, які оцінюють значення попарних різниць за рядом обраних показників (Айвазян і др., 1989).

Для дослідження різниць за кожним з вимірних біометричних показників між різними популяціями *D. antarctica*, для кожної дослідної площадки, за кожним показником побудовано розподіли. Пошук відстаней між розподілами для пар популяцій за біометричними показниками проводили методом критерію медіани. Цей непараметричний тест є варіацією тесту χ^2 , що дозволяє оцінити внутрішньо-групові відмінності для двох популяцій без оцінки нормальності розподілів популяційних показників (Поллард, 1982; Парнікоза та ін., 2013).

Під час дослідження вибірки популяцій, які описуються багатьма показниками, використовують метод екстремального групування показників для зниження розмірності дослідженого простору ознак. Але отримання результатів, які легко інтерпретувати, ускладнене тією обставиною, що отримані нами показники пристосовуваності відбивають властивості досліджених популяцій у непрямий спосіб. Через це набори попарних порівнянь популяцій групували за трьома парами показників пристосовуваності: ΔPh — $|\Delta Pr|$, $|\Delta S|$ — $|\Delta Pr|$ та $|\Delta S|$ — ΔPh (де ΔPh — набори різниць значень чотирьох морфометричних показників між популяціями, $|\Delta Pr|$ — набори різниць значень шести груп відносного вмісту захисних та запасних білків у насінні між популяціями, $|\Delta S|$ — набір різниць значень проективного покриття між популяціями). Кожна пара показників мала різну загальну кількість точок на всіх площинах, які підлягали екстремальному групуванню, тому нормування проводили для кожної пари показників окремо.

Подальші розрахунки проводили за схемою, наведеною в роботі (Мірюта та ін., 2015).

3. Результати і обговорення

На першому етапі дослідження ми отримали набір експертних оцінок проективного покриття, морфометричних показників та вмісту окремих фракцій запасних та захисних білків насіння, частину отриманих даних наведено у табл. 1 та на рис. 2—4.

На наступному етапі отримано набір попарних порівнянь за допомогою визначення абсолютного значення різниць для показника проективного покриття (ΔS) і вмісту окремих фракцій білків насіння (ΔPr) та за допомогою критерію медіани для визначення відстаней між медіанами розподілів кількох біометричних показників (ΔPh). Ці результати частково наведено в табл. 2, 3.

Як видно з табл. 1, проективне покриття є показником, який не зазнає різких змін: перші два роки досліджень він змінювався незначно, останні три роки він не змінювався.

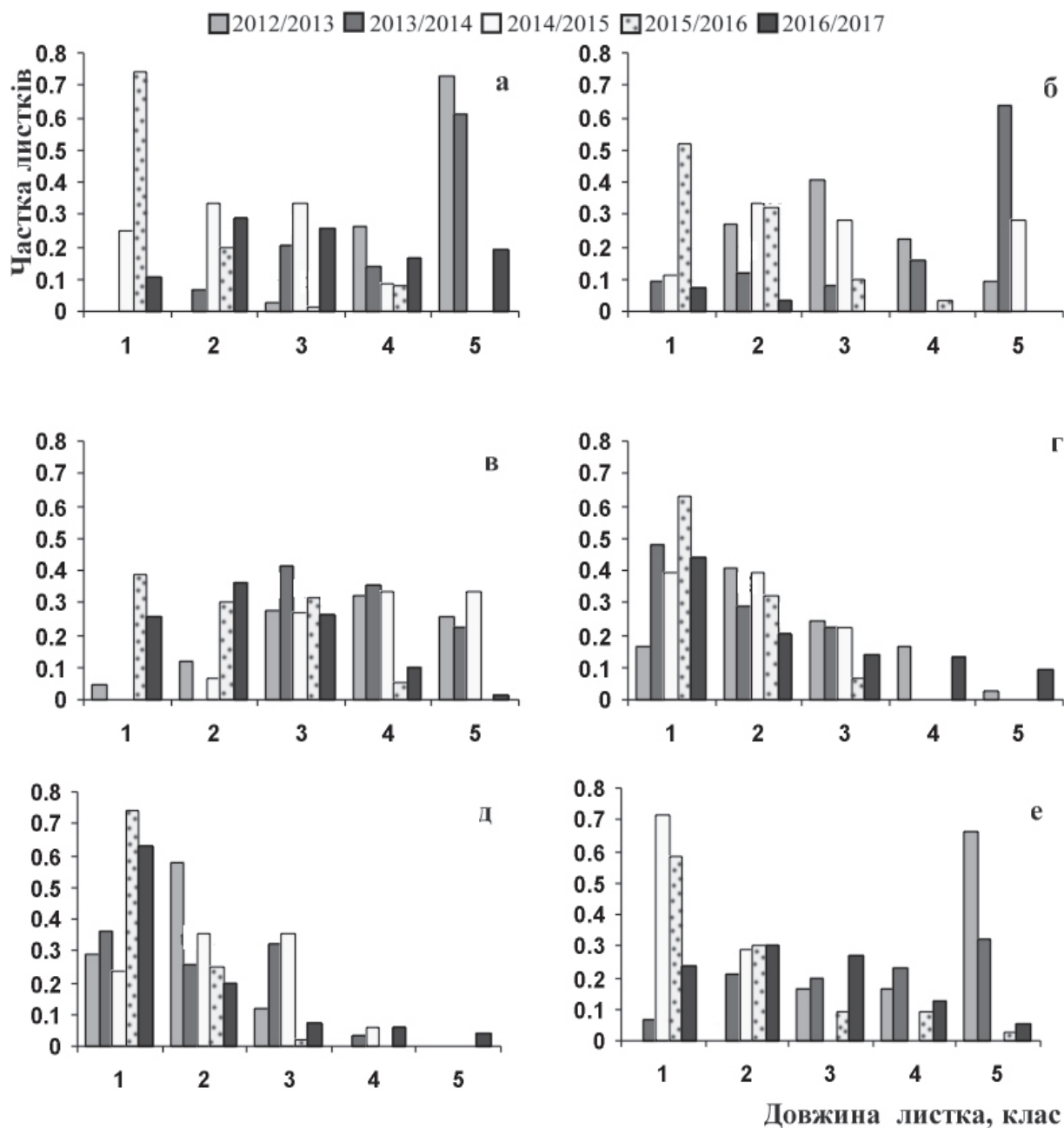


Рис. 2. Розподіли за показником довжини листка для досліджених популяцій *Deschampsia antarctica* острова Галіндез, Аргентинські острови: а — D1, б — D2, в — D3, г — D4, д — D5, е — D12 по класах за розмірами (у см): 1 — <2.9; 2 — 3.0—3.9; 3 — 4.0—4.9; 4 — 5.0—5.9; 5 — >6.0 у сезонах: 2012/2013 рр., 2013/2014 рр., 2014/2015 рр., 2015/2016 рр., 2016/2017 рр.

Fig. 2. The distribution of the leaf length characteristic in the studied *Deschampsia antarctica* populations of Galindez Island, Argentine Islands: а — D1, б — D2, в — D3, г — D4, д — D5, е — D12 by groups according to size (cm) 1 — <2.9; 2 — 3.0 — 3.9; 3 — 4.0 — 4.9; 4 — 5.0 — 5.9; 5 — > 6.0 in the seasons: 2012-2013, 2013/2014, 2014/2015, 2015/2016, 2016/2017.

Як видно з рис. 2, довжина листка є мінливим показником, що залежить, очевидно, як від мікроумов зростання конкретної популяції, так і від погодних умов сезону. Це стосується також інших досліджених морфометричних показників.

Тому після вимірювання в досліджених популяціях біометричних показників було проведено попарне порівняння популяцій за цими показниками за допомогою критерію медіани (Mood median test) (Поллард, 1982), приклад результатів якого наведено у табл. 2.

Для популяцій, в яких було проведено експертне оцінювання проєктивного покриття, проаналізовано деякі біометричні показники та визначено відхилення між популяціями за цими показниками (табл. 1, 2), було проведено електрофорез білків насіння в умовах денатурації з метою аналізу фракцій запасних і захисних білків у різні роки.

Таблиця 1

Деякі морфометричні показники *Deschampsia antarctica* досліджених популяцій з острова Галіндез, Аргентинські острови для п'яти сезонів вивчення

Table 1

Some morphometric indices of studied *Deschampsia antarctica* populations on Galindez Island, Argentine Islands during the five study seasons

Популяція	Проективне покриття, %, у сезони					Довжина листка, см, у сезони*				
	2012/2013	2013/2014	2014/2015	2015/2016	2016/2017	2012/2013	2013/2014	2014/2015	2015/2016	2016/2017
D1	1	1	1	1	1	6.2±0.1//35	5.8±0.1//60	3.6±0.3//12	2.6±0.1//79	4.6±0.1//314
D2	25	30	30	30	30	4.6±0.2//22	5.5±0.28//3	4.4±0.3//18	2.9±0.1//97	2.8±0.1//70
D3	5	5	3	3	3	5.1±0.2//44	5.3±0.1//31	5.4±0.2//15	3.45±0.1//63	3.6±0.1//256
D4	3	5	3	3	3	3.9±0.2//37	3.0±0.1//58	3.1±0.2//18	2.6±0.1//92	3.5±0.1//316
D5	1	1	1	1	1	3.2±0.1//34	3.3±0.1//88	3.6±0.2//17	2.4±0.1//101	2.7±0.1//172
D9	60	10	15	15	15	4.8±0.2//43	5.4±0.1//71	-	3.2±0.2//24	4.0±0.1//227
D12	3	5	10	10	10	6.0±0.1//30	5.0±0.1//93	2.4±0.2//7	3.0±0.1//145	3.8±0.1//351

Примітка. *Схема, за якою наведено дані у комірках таблиці «Довжина листка»: середнє вибіркоче значення ± середнє вибіркоче відхилення // кількість вимірених листків рослин.

Таблиця 2

Різниця між медіанами розподілів для різних пар досліджених популяцій острова Галіндез Аргентинських островів за довжиною листка та квітки (ΔPh) та за різницями площ індивідуального проективного покриття ($|\Delta S|$) для п'яти сезонів вивчення

Table 2

Difference between the median distributions for the various pairs of studied populations of Galindez Island, Argentine Islands for leaf length and flower length (ΔPh) and for the difference in the individual cover ($|\Delta S|$) in five study seasons

Пари популяцій	Відхилення за проективним покриттям, % ($ \Delta S $) у роках					Відхилення між розподілами для різних пар за									
						довжиною листка, (ΔPh) у сезони					довжиною квітки, (ΔPh) у сезони				
	2012/2013	2013/2014	2014/2015	2015/2016	2016/2017	2012/2013	2013/2014	2014/2015	2015/2016	2016/2017	2012/2013	2013/2014	2014/2015	2015/2016	2016/2017
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
D1 — D2	24	29	29	29	29	21.05	0	0	6.34	79.93	0	24.71	0	0	16.1
D1 — D3	4	4	4	4	4	13.78	4.48	9.4	16.5	42.31	0	0	0	0	0
D1 — D4	2	4	4	4	4	36.81	62.09	0	0	37.65	0	15.03	17.96	9.41	14.72
D1 — D5	0	0	0	0	0	65.08	58.24	0	0	85.53	9.46	4.02	30.04	0	32.85
D1 — D9	59	9	9	9	9	24.4	0	5.28	9.6	0	0	20.59	-	0	4.08
D1 — D12	2	4	4	4	4	0	8.58	3.95	7.2	25.98	38.27	5.7	0	0	0
D2 — D3	20	25	25	25	25	4.16	6.3	7.3	10.54	34.75	0	16	40	0	16.2
D2 — D4	22	25	25	25	25	4.84	59.92	4.22	0	32.89	4.26	0	0	0	4.65
D2 — D5	24	29	29	29	29	12.37	56.42	0	8.26	0	13.14	13.25	36.2	0	19.91
D2 — D9	35	20	20	20	20	0	4.16	13.89	0	49.05	0	0	-	0	12.91
D2 — D12	22	25	25	25	25	17.25	10.02	6.49	0	47.66	31.95	9.21	0	0	16.36
D3 — D4	2	0	0	0	0	12.76	33.12	17.19	9.71	0	0	8.87	44	0	14.88

Таблиця 2

Table 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
D3 — D5	4	4	4	4	4	41.4	35.84	13.03	18.61	21.91	9.42	0	40	0	55.02
D3 — D9	55	5	5	5	5	0	0	37.62	0	24.74	0	12.75	-	0	4.19
D3 — D12	2	0	0	0	0	11.06	0	8.55	8.13	0	35.24	0	0	0	0
D4 — D5	2	4	4	4	4	8.69	0	0	0	17.29	0	0	0	9.93	36.55
D4 — D9	57	5	5	5	5	4.02	63.2	0	4.65	7.24	0	0	-	4.04	5.27
D4 — D12	0	0	0	0	0	27.54	40.31	0	0	5.85	57.31	0	9.8	5.01	16.11
D5 — D9	59	5	5	5	5	13.85	59.64	6.4	11.14	40.95	8.71	8.74	-	0	0
D5 — D12	2	4	4	4	4	46.49	35.49	4.07	9.99	40.54	86.85	0	23.88	0	32.23
D9 — D12	57	5	5	5	5	19.23	0	-	0	0	38.97	6.51	-	0	4.86

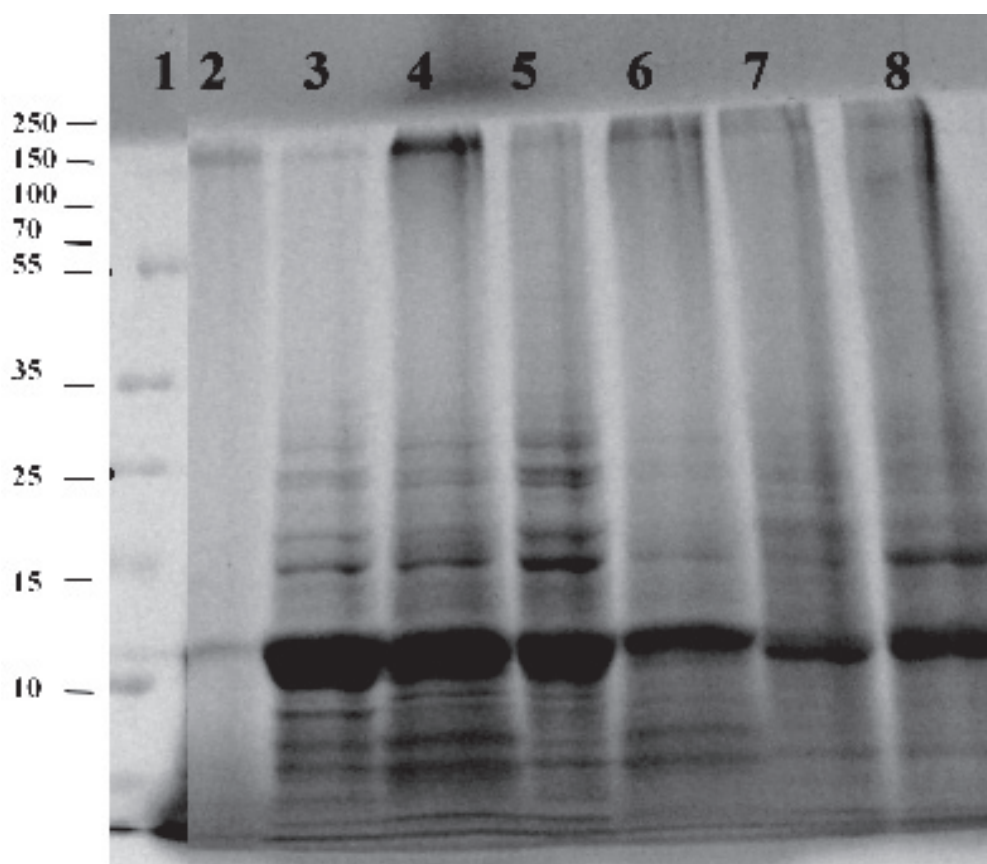


Рис. 3. Електрофореграма запасних та захисних білків у денатуруючому середовищі з насіння рослин досліджених популяцій *Deschampsia antarctica* острова Галіндез, Аргентинські острови у сезоні 2016/2017 рр.: 1 – маркер Spectra Multicolor Low Range Protein Ladder (кДа), протеїни рослин популяцій: 2 – D12, 3 – D9, 4 – D5, 5 – D4, 6 – D3, 7 – D2, 8 – D1.

Fig. 3. Electrophoregram of spare and protective proteins in the denaturing medium from seeds of plants of studied *Deschampsia antarctica* populations from Galindez Island of the Argentine Islands in the season 2016/2017: 1 – marker Spectra Multicolor Low Range Protein Ladder (kDa), plant proteins for populations in location: 2 – D12, 3 – D9, 4 – D5, 5 – D4, 6 – D3, 7 – D2, 8 – D1.

На підставі денситометричного аналізу електрофореграм запасних та захисних білків насіння, зразок якої представлено на рис. 3, отримано дані, представлені на рис. 4. Тут подано середні значення часток груп білків насіння *D. antarctica* за розмірами, що відповідають глобулінам — >150 кДа; глютеїнам — 94-145 кДа; S-бідним проламінам — 45-80 кДа; S-багатим проламінам — 20-40 кДа; частині S-багатих проламінів і, ймовірно, білку IRIP — 27- 31 кДа; не до кінця сформованим проламінам та низькомолекулярним дегідрінам < 20 кДа, характерним для пшениці *Triticum aestivum* L.

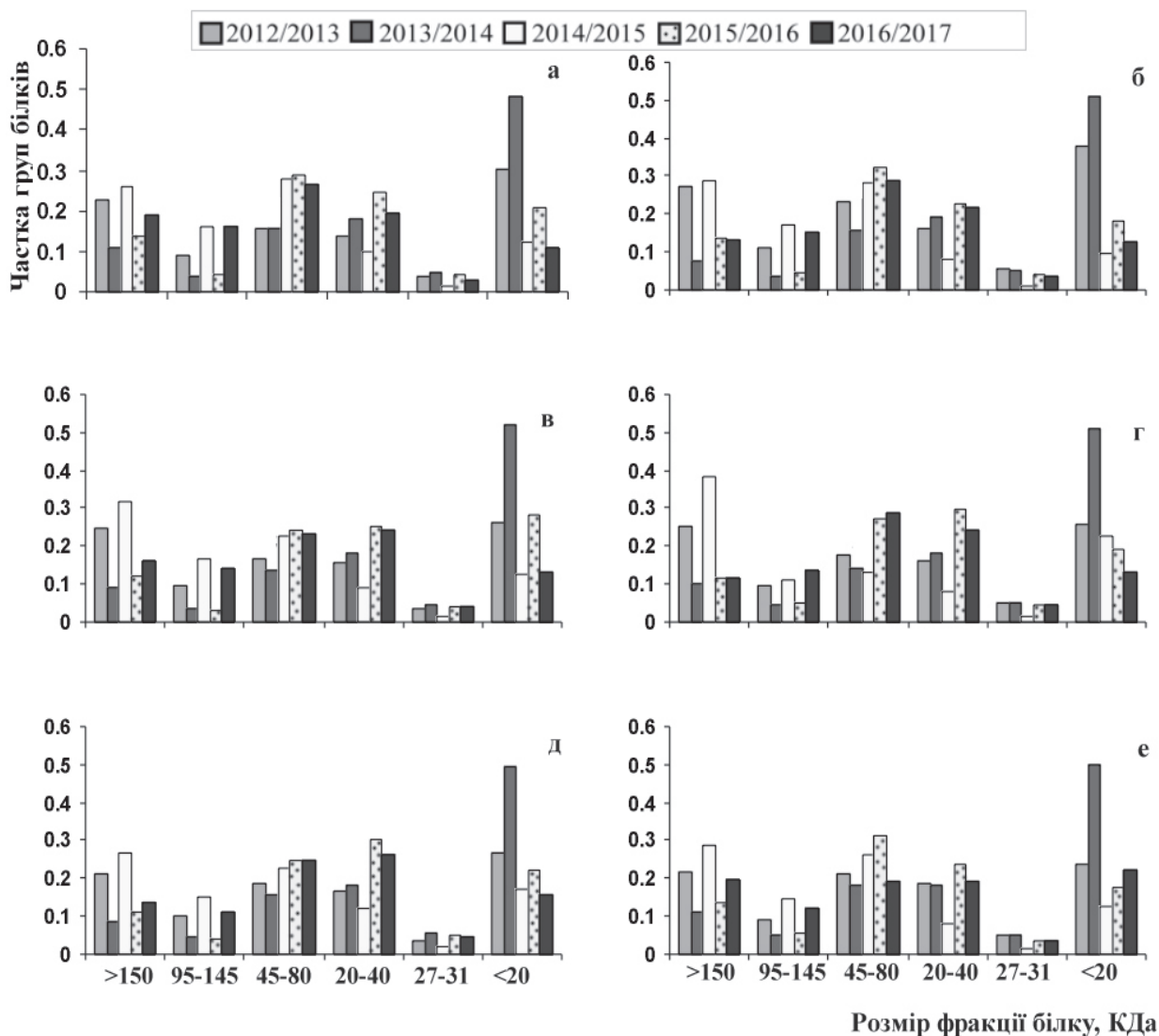


Рис. 4. Середні значення часток груп білків насіння досліджених популяцій *Deschampsia antarctica* острова Галіндез, Аргентинські острови за розмірами, що відповідають глобулінам — >150 кДа; глютенінам — 94-145 кДа; S-бідним проламінам — 45-80 кДа; S-багатим проламінам — 20-40 кДа; частині S-багатих проламінів і, ймовірно, білку IRIP — 27-31 кДа; не до кінця сформованим проламінам та низькомолекулярним дегідрінам — <20 кДа, характерним для пшениці, для досліджених популяцій впродовж п'яти сезонів: 2012/2013, 2013/2014, 2014/2015, 2015/2016, 2016/2017 рр. Популяції: а – D1, б – D2, в – D3, г – D4, д – D5, е – D12.

Fig. 4. The average values of the parts of *Deschampsia antarctica* seed protein groups of the studied populations of Galindez Island, Argentine Islands by size corresponding globulins — > 150; glutenins — 94-145; S-poor prolamins — 45-80; S-rich prolamins — 20-40; part of S-rich prolamins and probably protein IRIP — 27-31; not fully formed prolamins and low molecular weight dehydrin — <20kDa, that characterize wheat during five seasons: 2012/2013, 2013/2014, 2014/2015, 2015/2016, 2016/2017. Populations: a – D1, б – D2, в – D3, г – D4, д – D5, е – D12.

Із рис. 4 видно, що у всіх представників популяцій для кожної групи білків якісно профілі динаміки частки кожної даної фракції є подібними, проте існують відмінності за кількісним вмістом кожної частки.

Після визначення в досліджених популяціях часток окремих груп запасних та захисних білків насіння *D. antarctica* було проведено попарне порівняння популяцій за спектром з шести головних фракцій білків насіння для кожного з п'яти сезонів. Приклад результатів для одного з сезонів (2016/2017) наводимо у таблиці 3.

Усі набори попарних порівнянь популяцій, приклади яких наведено в табл. 2 та 3, групували за трьома парами попарних різниць показників пристосовуваності між популяціями: $|\Delta S|$ — ΔPh , $|\Delta S|$ — $|\Delta Pr|$ та ΔPh — $|\Delta Pr|$ для кожного з п'яти років.

Приклад екстремального групування за парою різниць показників ΔPh — $|\Delta Pr|$, де з наборів ΔPh взято набір різниць між кожною парою показників за довжиною листка та з наборів $|\Delta Pr|$ взято набори різниць вмісту протеїнів фракцій >150 та 27-31 кДа у сезоні 2016/17 рр., наведено на рис. 5.

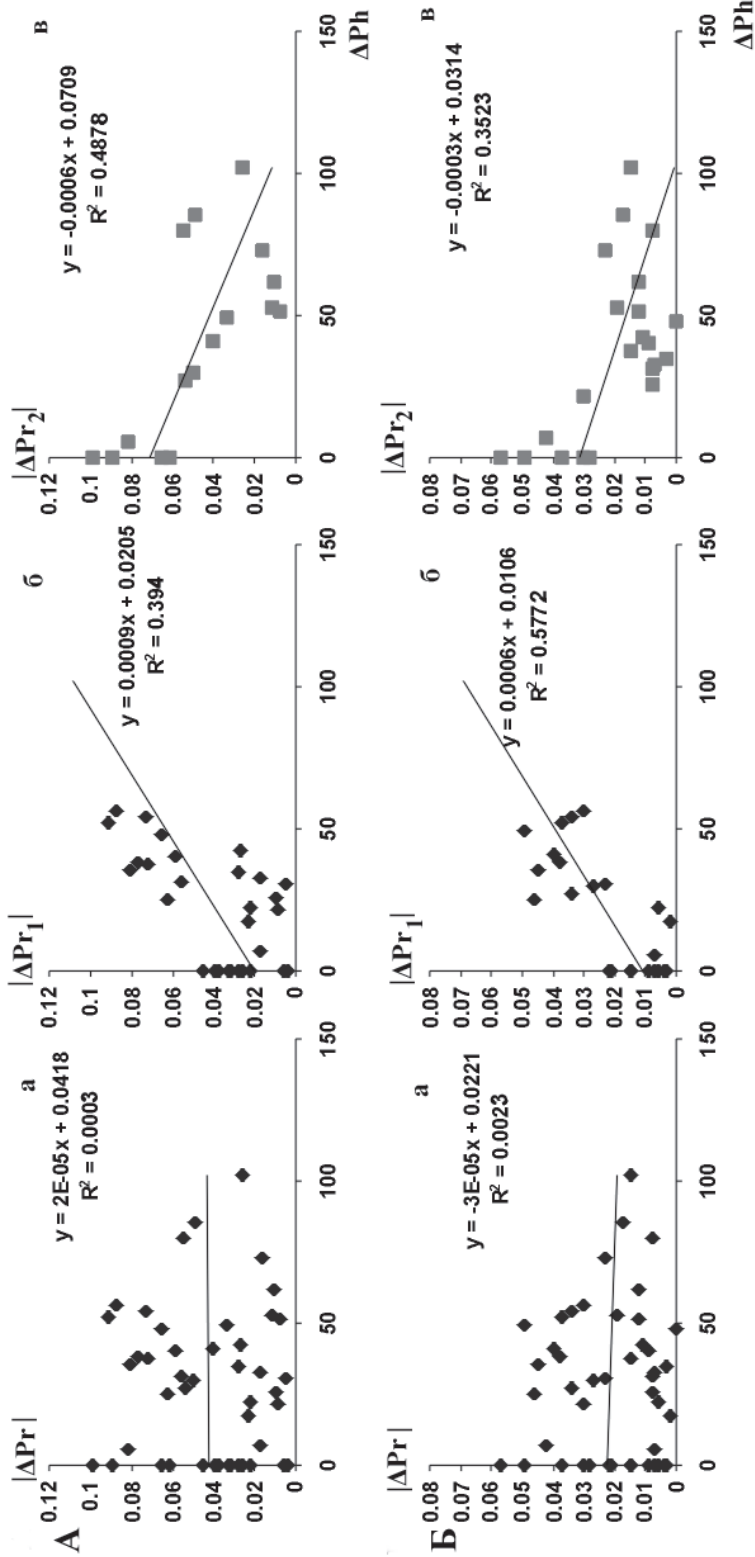


Рис. 5. Залежність наборів різниць між розподілами рослин *Deschampsia antarctica* досліджених популяцій о. Галіндез, Аргентинські острови, за показником довжини листка (ΔPh) та наборів різниць вмісту протеїнів ($|\Delta Pr|$) — для всіх досліджених точок на площині, $|\Delta Pr|$ — для точок в позитивну групу, $|\Delta Pr|$ — для точок на площині, які увійшли в негативну групу) фракцій >150 (А) та $27-31$ kDa (Б) у сезони 2016/2017 рр.: а — для різниць, які мають залежність з позитивною кореляцією між $|\Delta Pr|$ та ΔPh , отриману методом найменших квадратів; в — для різниць, які мають залежність з негативною кореляцією між $|\Delta Pr|$ та ΔPh . На графіках а, б, в наведено рівняння прямих регресії, проведених методом найменших квадратів та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції між значеннями $|\Delta Pr|$, $|\Delta Pr|$, $|\Delta Pr|$ та ΔPh . Значення критеріальної статистики для величин R^2 , наведених на графіках: а — $F_{1,43} = 0.0$ (А) та $F_{1,43} = 0.08$ (Б) (не перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=45$ ($F_{1,43} = 4.08$)), б — $F_{1,27} = 17.55$ та в — $F_{1,14} = 13.33$ (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=29$ ($F_{1,27} = 4.21$) та $N=16$ ($F_{1,14} = 4.60$)) (А), б — $F_{1,20} = 28.67$ та в — $F_{1,21} = 10.88$ (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=23$ ($F_{1,21} = 4.32$) та $N=20$ ($F_{1,20} = 4.31$)) (Б), що означає відсутність лінійної залежності у першому випадку (а) і наявність лінійної залежності у другому та третьому випадках (б, в) як для А, так і для Б.

Fig. 5. Dependence of differences sets between distribution (ΔPh) of studied *D. antarctica* populations of Galindez Island, Argentine Islands by the leaf length characteristic and sets of protein content differences ($|\Delta Pr|$) — for all points located on plane of the plot which belong to positive group, $|\Delta Pr|$ — for points located on plane of the plot which belong to negative group) for fractions >150 (A) and $27-31$ kDa (B) in the 2016/2017 season: а — for all investigated variables between all populations; б — for differences that have a positive correlation $|\Delta Pr|$ versus ΔPh by the method of least squares; в — for differences that have a negative correlation $|\Delta Pr|$ versus ΔPh . The regression equations by the method of least squares and squares of the corresponding correlation coefficients between values $|\Delta Pr|$, $|\Delta Pr|$, $|\Delta Pr|$ and ΔPh are given on the charts а, б, в. The test value of R^2 , on the charts: а — $F_{1,43} = 0.0$ (A) and $F_{1,43} = 0.08$ (B) (do not exceed the value of the upper 5% F-distribution limit for $N=45$ ($F_{1,43} = 4.08$)), б — $F_{1,27} = 17.55$ and в — $F_{1,14} = 13.33$ (exceed the value of the upper 5% F-distribution limit for $N=29$ ($F_{1,27} = 4.21$) and $N=16$ ($F_{1,14} = 4.60$)) (A), б — $F_{1,20} = 28.67$ and в — $F_{1,21} = 10.88$ (exceed the value of the upper 5% F-distribution limit for $N=23$ ($F_{1,21} = 4.32$) and $N=20$ ($F_{1,20} = 4.31$)) (B). This fact means the absence of linear dependence in the first case (а) and the presence of linear dependence in the second and third cases (б, в) for both A and B.

Результати попарних порівнянь за вмістом шести основних фракцій білків насіння (ΔPr) *Deschampsia antarctica* досліджених популяцій острова Галіндез, Аргентинські острови у сезоні 2016/2017 рр

Table 3

Results of pairwise comparisons of the contents of the six main fractions of seed proteins (ΔPr) of *Deschampsia antarctica* studied populations in Galindez Island, Argentine Islands in the season 2016/2017

Пари популяцій	Різниця у частках основних фракцій протеїнів насіння (ΔPr) для груп білків із розмірами, які наведено у кДа:					
	<150	94-145	45-80	20-40	27-31	<20
D1 — D2	0.055	0.009	0.022	0.023	0.008	0.017
D1 — D3	0.027	0.018	0.035	0.05	0.011	0.024
D1 — D4	0.072	0.026	0.022	0.048	0.015	0.023
D1 — D5	0.049	0.05	0.017	0.072	0.017	0.05
D1 — D9	0.089	0.085	0.04	0.139	0.057	0.082
D1 — D12	0.01	0.04	0.075	0.001	0.008	0.116
D2 — D3	0.028	0.009	0.057	0.027	0.003	0.007
D2 — D4	0.017	0.017	0.0	0.025	0.007	0.006
D2 — D5	0.006	0.041	0.039	0.049	0.009	0.033
D2 — D9	0.034	0.076	0.062	0.116	0.049	0.065
D2 — D12	0.065	0.031	0.097	0.024	0.0	0.099
D3 — D4	0.045	0.008	0.057	0.002	0.004	0.001
D3 — D5	0.022	0.032	0.018	0.022	0.006	0.026
D3 — D9	0.062	0.067	0.005	0.089	0.046	0.058
D3 — D12	0.037	0.022	0.04	0.051	0.003	0.092
D4 — D5	0.023	0.024	0.039	0.024	0.002	0.027
D4 — D9	0.017	0.059	0.062	0.091	0.042	0.059
D4 — D12	0.082	0.014	0.097	0.049	0.007	0.093
D5 — D9	0.04	0.035	0.023	0.067	0.04	0.032
D5 — D12	0.059	0.01	0.058	0.073	0.009	0.066
D9 — D12	0.099	0.045	0.035	0.14	0.049	0.034

Ряди даних для кожного варіанту попарного порівняння, які відповідають позитивній та негативній групам, побудовано за даними екстремального групування за допомогою техніки парної лінійної регресії. Частина точок на площині, що утворювала лінійну залежність з позитивним коефіцієнтом кореляції віднесено до позитивної групи, другу частину точок, що утворювала лінійну залежність з негативним коефіцієнтом кореляції, віднесено до негативної групи. Ці ряди обробляли, як описано в підрозділі “Матеріали та методи. Статистичний аналіз” з метою отримання ЗЛПП для кожної популяції в кожному сезоні. ЗЛПП має об'єднувати всі виміряні показники.

В умовах низької генетичної гетерогенності *D. antarctica* в Антарктиці загалом та в районі Аргентинських островів зокрема (Andreev et al., 2010; Volkov et al., 2010), можна припустити, що мінливість досліджених показників пов'язана з реакцією на вплив довкілля. Зокрема, частка кожного з запасних та захисних білків насіння залежить, очевидно, від умов, в яких зростала рослина і, відповідно, від її морфометричних показників, які, в свою чергу, пов'язані із щільністю зростання рослин. Вміст кожної фракції захисних та запасних білків насіння є проявом успішності насіння в умовах кожного конкретного сезону і реалізується шляхом взаємодії вихідного генотипу та умов навколишнього середовища. Ймовірно, в цьому випадку також можуть бути задіяні епігенетичні механізми так званої динамічної спадкової пам'яті – тобто система запам'ятовування всіх змін у мережі організму через зміни у оточенні (Чураев, 2006). З метою пошуку залежностей між вищезгаданими показниками, побудовано ряди часток білків з різними масами: протеїни, які за масою відповідають глобулінам (>150 кДа), глютенінам (94-145 кДа), бідним сіркою проламінам (45-80 кДа), багатим сіркою проламінам (20-40 кДа), IRIP (27-31 кДа) та не до кінця сформованим проламінам (<20 кДа) (Созинов, 1985). Побудовано також ряди кількох морфометричних показників: довжина листка, довжина суцвіття, довжина квітки та кількість квіток у суцвітті, а також для значень проективного покриття. Ряди формували для популяцій, локалізованих в точках D1, D2, D3, D4, D5, D6, D9, D10, D11, D12, які охоплюють основний спектр мозаїчних умов довкілля острова Галіндез (рис. 1). З даних в отриманих рядах формувалися ряди попарних порівнянь між популяціями за абсолютним значенням різниць або за допомогою критерію медіани (Поллард, 1982). Отримані ряди різниць були попарно порівняні за всіма вимірними показниками за допомогою регресійної техніки, а тоді піддані процедурі екстремального групування (Айвазян и др., 1989).

Результати екстремального групування за трьома парами показників обробляли наступним чином. Для пари $|\Delta S|$ — ΔPh (де ΔPh — набори різниць значень чотирьох морфометричних показників між популяціями, $|\Delta S|$ — набір різниць значень проективного покриття між популяціями) є чотири площини, які характеризують обидва способи розмноження (вегетативний та генеративний): різниця у довжині листків, довжині суцвіття, довжині квітки, кількості квіток у суцвітті у порівнянні із різницями у проективному покритті. Кожна площина містить 21 точку (яка відповідає кожній різниці пар популяцій) (з додатковими 45 точками), кожна популяція шість разів потрапляє у точки (що відповідають парам популяцій), розташовані на площині. Таким

чином, загальна кількість популяцій, які можуть потрапити у різні групи, для цієї пари показників складає 24. Присвоюємо загальній кількості популяцій для цієї пари показників 24 бали. Це значення використовується для нормалізації значень складових ЗЛПП ($L_{3j}=0.042$). Кожній популяції, яка потрапила в позитивну групу надавали значення "+1", а тій, що потрапила в негативну групу — "-1". Після визначення X_j та нормалізації (визначення $L_{3j}X_j$, де $j=1,2,3$) визначили складову ЗЛПП — I_3 за даною парою показників. Це значення ($L_{3j}=0.042$) відноситься до сезонів 2012/2013, 2013/2014, 2015/2016 і 2016/2017, для сезону 2014/2015 воно складає $L_{3j}=0.1$. Аналогічним чином оброблено пари показників $|\Delta Pr| - \Delta Ph$ (складова ЗЛПП I_1) та $|\Delta S| - |\Delta Pr|$ (складова ЗЛПП I_2). Для них загальна кількість популяцій, які можуть потрапити у різні групи складає 144 ($L_{1j}=0.007$) в роках 2012/2013, 2015/2016, 2016/2017, 168 ($L_{1j}=0.006$) в сезоні 2013/2014 і 60 ($L_{1j}=0.017$) в сезоні 2014/2015 у першій парі показників та 36 ($L_{2j}=0.028$) в сезоні 2012/2013, 2015/2016, 2016/2017, 24 ($L_{2j}=0.042$) в сезоні 2013/2014 і 30 ($L_{2j}=0.033$) в сезоні 2014/2015 у другій парі, відповідно.

Далі пораховано кількість балів для кожної популяції окремо для кожної пари показників, нормовано їх і нанесено на графік у вигляді динаміки складових ЗЛПП (I_1, I_2, I_3) (рис. 6).

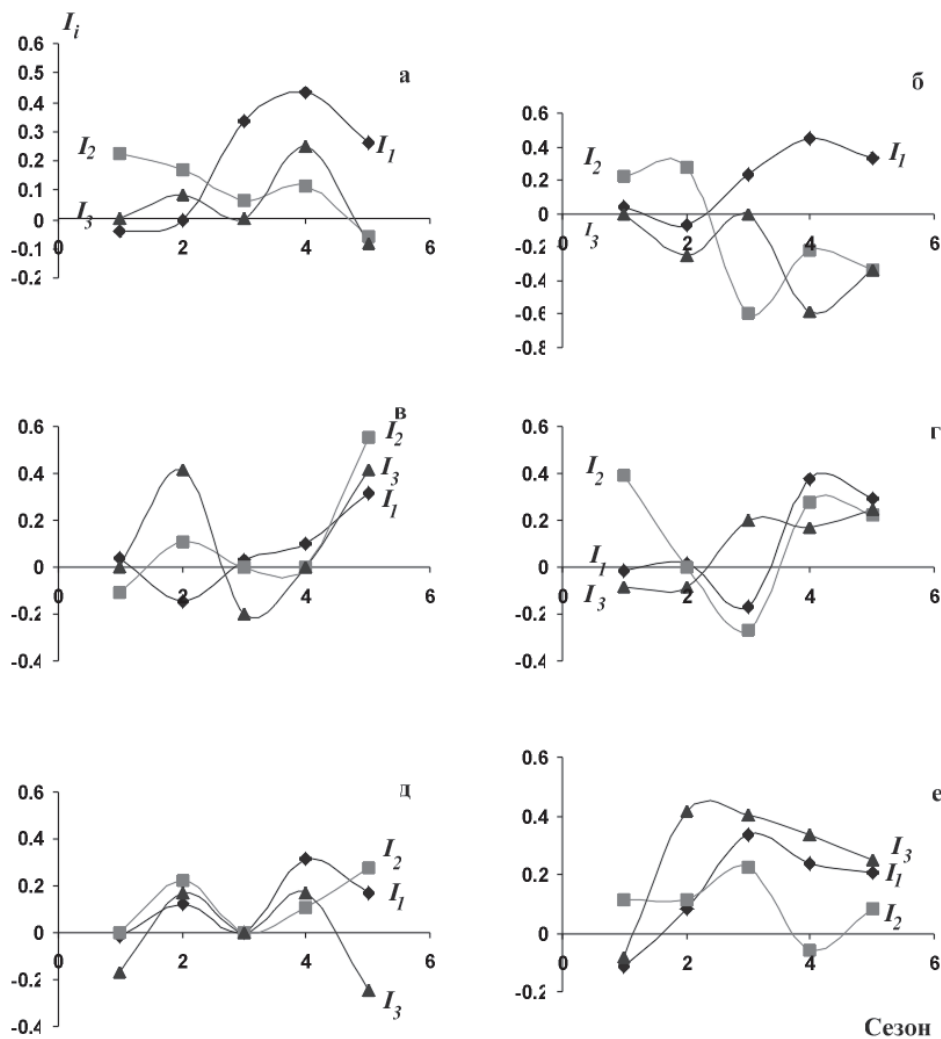


Рис. 6. Діаграми залежності складових зведеного латентного показника пристосованості (ЗЛПП) від умов сезону для досліджених популяцій *Deschampsia antarctica* острова Галіндез, Аргентинські острови, із різним оточенням: сезони 1 — 2012/2013, 2 — 2013/2014, 3 — 2014/2015, 4 — 2015/2016, 5 — 2016/2017 (за віссю абсцис) за парами різниць показників $|\Delta Pr| - \Delta Ph - I_1$, $|\Delta S| - |\Delta Pr| - I_2$, $|\Delta S| - \Delta Ph - I_3$ (вісь ординат). Популяції: а — D1, б — D2, в — D3, г — D4, д — D5, е — D12.

Fig. 6. Charts of the dependence of the united latent quality indicator of adaptability (ULQIA) from season condition of studied *Deschampsia antarctica* populations of Galindez Island, Argentine Islands with different micro-habitat: seasons 1 — 2012/2013, 2 — 2013/2014, 3 — 2014/2015, 4 — 2015/2016, 5 — 2016/2017 (on X-scatter) by differences in indicator pairs values $|\Delta Pr| - \Delta Ph - I_1$, $|\Delta S| - |\Delta Pr| - I_2$, $|\Delta S| - \Delta Ph - I_3$ (on Y-scatter). Populations: а — D1, б — D2, в — D3, г — D4, д — D5, е — D12.

Як видно з рис. 6 та 7, динаміки значень складових ЗЛПП і для різних пар показників (I_1, I_2, I_3), і для сумарного ЗЛПП в різні роки мають різний профіль. Проаналізуємо зміни у цих показниках складових ЗЛПП. Перша складова ЗЛПП I_1 (за першою парою показників $|\Delta Pr| - \Delta Ph$) за формою профілю популяції утворюють групи: до першої групи відносяться популяції D1, D2 та D12 (I_1 в ній проходить через максимум у сезоні 2015/2016 для D1, D2 та у сезоні 2014/2015 для D12), до другої групи відносяться D3, D4 та D5 (I_1 коливається у часі). Значення I_2 складових ЗЛПП у другій парі показників $|\Delta S| - |\Delta Pr|$ утворюють групи: D2, D4 та D12 (I_2 коливається з проходженням через мінімум у сезоні 2014/2015 для D2, D4, з проходженням через макси-

мум у сезоні 2014/2015 та мінімум у сезоні 2015/2016 для D12). Значення I_3 складових ЗЛПП у третьої пари показників $|\Delta S|$ - ΔPh утворюють групи: D1, D5 (I_3 коливається з максимумами 2013/2014 та 2015/2016), D2 та D4 (I_3 коливається з максимумом у 2014/2015), D3 (коливається з максимумом у 2013/2014 та мінімумом 2015/2016), D12 (проходить через максимум у 2013/2014 та поступово знижується). Як видно з цього аналізу, за різними парами показників ЗЛПП не утворюють стабільні набори груп. Тому слушним є об'єднати їх у сумарний показник ЗЛПП (рис.7).

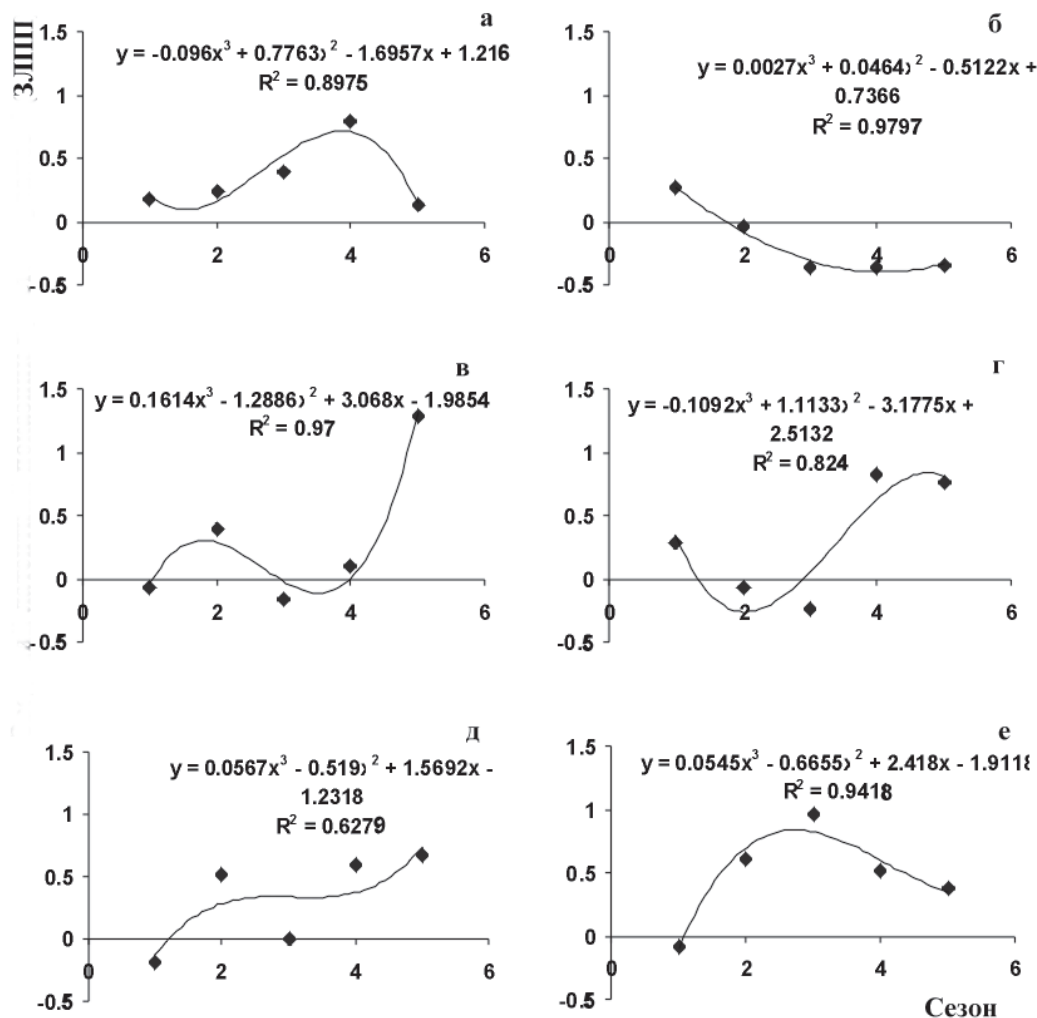


Рис. 7. Діаграми залежності зведеного латентного показника пристосованості (ЗЛПП) від умов сезону для досліджених популяцій *Deschampsia antarctica*, острова Галіндез, Аргентинські острови із різним мікрооточенням: сезони 1 — 2012/2013, 2 — 2013/2014, 3 — 2014/2015, 4 — 2015/2016, 5 — 2016/2017 (за віссю абсцис).

Досліджені популяції: а — D1, б — D2, в — D3, г — D4, д — D5, е — D12.

Fig. 7. Charts of the dependence of the united latent quality indicator (ULQI) of adaptability from season condition of studied *Deschampsia antarctica* populations of Galindez Island, Argentine Islands with different micro-habitat: seasons 1 — 2012/2013, 2 — 2013/2014, 3 — 2014/2015, 4 — 2015/2016, 5 — 2016/2017 (on X-scatter).

Studied populations: а – D1, б – D2, в – D3, г – D4, д – D5, е – D12.

З рис. 7 видно, що за формою тренду ЗЛПП досліджені популяції *D. antarctica* утворюють групи: D1 та D12 (тренд проходить через максимум), D2 та D4 (тренд проходить через мінімум), D3 та D5 (підтверджено коливальний характер тренду). Порівняння динамік ЗЛПП цих популяцій за п'ять сезонів з такими за три сезони (Мірюта та ін., 2015), показало збереження груп популяцій за формою тренда, але сама форма тренда змінилася. Ця обставина наводить на думку, що продовження динаміки, можливо, покаже коливальну форму тренда ЗЛПП (поліном третього ступеня) з різним періодом та фазою коливань кожної дослідженої популяції.

В умовах вищеописаної низької генетичної гетерогенності щучника з району Аргентинських островів (Andreev et al., 2010; Volkov et al., 2010), індивідуальність виявлених трендів комплексної пристосованості досліджених популяцій, ймовірно, демонструє варіацію умов мікросередовища зростання цієї рослини в динаміці антарктичних сезонів. При цьому виявлене групування за формою тренда та його збереження за умов продовження моніторингу, може розкрити локальну подібність умов, а отже і взаємодії показників пристосованості. Отримана п'ятирічна динаміка ЗЛПП популяції *D. antarctica* острова Галіндез підтверджує наше припущення про індивідуальність цього інтегрального показника не тільки в залежності від місяця

зростання (Parnikoza et al., 2015), але й в залежності від умов конкретного сезону. Подальший моніторинг дасть можливість побудувати популяційну динаміку ЗЛПП, точність прогнозу якої для кожної популяції зростатиме із збільшенням кількості точок динаміки, що створює додаткові можливості для пошуку їхньої залежності від вимірюваних локально кліматичних показників.

4. Висновки

Для дослідних популяцій *D. antarctica* острова Галіндез, Аргентинські острови впродовж п'яти послідовних років (2012 — 2017 рр.) отримано набір експертних оцінок проективного покриття, морфометричних показників (довжина листка, довжина суцвіття, довжина квітки, кількість квіток у суцвітті) та вмісту окремих фракцій запасних та захисних білків насіння.

Проективне покриття виявилось показником, який не зазнає швидких змін: перші два роки досліджень він змінювався незначно, останні три роки — практично не змінювався.

Довжина листка та інші досліджені морфометричні показники (довжина суцвіття, довжина квітки, кількість квіток у суцвітті) є мінливими показниками, відповідно до мікроумов зростання та загальних кліматичних умов конкретного сезону.

Усі досліджені популяції характеризувалися якісно подібними профілями динаміки частки різних білків, проте відрізнялися за кількісними значеннями частки кожного з них.

За трендом зведеного латентного показника пристосованості (ЗЛПП) досліджені популяції *D. antarctica* острова Галіндез впродовж досліджених п'яти сезонів утворюють групи: D1 та D12 (тренд проходить через максимум), D2 та D4 (тренд проходить через мінімум), D3 та D5 (тренд описує коливальний процес).

У процесі вивчення подальшої динаміки ми прогнозуємо, що тренд кожної дослідженої популяції за ЗЛПП виявиться коливальним з різним періодом та фазою коливань. Це створює можливості для їх адекватного порівняння з трендами динаміки кліматичних показників.

5. Подяки

Автори висловлюють подяку Національній науковій фундації (NSF) США, В. Папіташвілі, В. Смаголю та О. Салганському, А. Березкіній. Це дослідження виконане в рамках співпраці між Державною установою Національний антарктичний науковий центр МОН України та Інститутом молекулярної біології і генетики НАН України в рамках Державної цільової науково-технічної програми проведення досліджень в Антарктиці на 2011–2020 рр.

6. Література

1. Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. *Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности*. М.: Финансы и статистика. 1989. 606 с.
2. Мірjuta Н. Ю., Кунах В. А. Динаміка клітинних систем *in vitro*. 3. Гіпотеза самокерування процесами диференціації клітин та її феноменологічна реалізація на прикладі культури тканин *раувольфії зміної*. *Біотехнологія*. 2012. 5, 3. С. 40-52.
3. Мірjuta Н., Парнікоза І., Мирjuta А., Швидун П., Смикла Є., Козерецька І., Кунах В. Зведений латентний показник пристосовуваності *Deschampsia antarctica* Desv. як відбиток мікроумов існування в районі Адміральської бухти (о. Короля Георга, Прибережна Антарктика). *Український антарктичний журнал*. 2014. 13. С. 159-174.
4. Мірjuta Н., Парнікоза І., Швидун П., Мирjuta Г., Пороннік О., Козерецька І., Кунах В. Динаміка зведеного латентного показника пристосовуваності популяцій *Deschampsia antarctica* Desv. у районі о. Галіндез (Аргентинские острова, Прибережна Антарктика) протягом трьох сезонів. *Український антарктичний журнал*. 2015. 14. С. 143-157.
5. Мусієнко М. М., Серебряков В. В., Брайон О. В. *Екологія: тлумачний словник*. К.: Либідь, 2004. 376 с.
6. Парнікоза І., Ожередова І., Мірjuta Н., Козерецька І., Смикла Єж., Кунах В. Порівняльний аналіз показників популяційної успішності *Deschampsia antarctica* Desv. в районі Адміральської бухти (о. Короля Георга, Прибережна Антарктика). *Український антарктичний журнал*. 2013. 12. С. 186-198.
7. Поллард Дж. *Справочник по вычислительным методам статистики*. Москва: Финансы и статистика. 1982. 344 с.
8. Созинов А. А. *Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции*, М., 1985. 272с.
9. Чураев Р. Н. Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе. *Генетика*. 2006. 42, 9. С. 1276-1296.
10. Andreev, I. O., Spiridonova, E. V., Kyryachenko, S. S., Parnikoza, I. Yu., Maidanyuk, D. N., Volkov, R. A., Kozerecka, I. A., Kunakh, V. A. 2010. Population Genetic Analysis of *Deschampsia antarctica* from two Regions of Maritime Antarctica. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 65(4), 208–210.
11. Causton, D. R., Venus, J. C. 1981. *The Biometry of Plant Growth*. Edward Arnold.
12. Conrad, M. 1983. *Adaptability, the Significance of Variability from Molecule to Ecosystem*. New York: Plenum Press.
13. Convey, P. 1996a. Reproduction of Antarctic vascular plants. *Antarctic Science*. 8(2), 127-134.
14. Convey, P. 1996b. The influence of environmental characteristics on life history attributes of Antarctic terrestrial biota. *Biological Reviews*. 71, 191-225.
15. Day, A.T., Ruhland, C.T., Xiong, F.S. 2008. Warming increases aboveground plant biomass and C stock in vascular-plant-dominated Antarctic tundra. *Global Change Biology*. 14, 1827-1843.
16. Dietz, H., Steinlein, T. 1996. Determination of plant species cover by means of image analysis. *Journal of Vegetation Science*, 7, 131-136. DOI: 10.2307/3236426
17. Fowbert, J.A., Smith, R.I.L. 1994. Rapid population increases in native vascular plants in the Argentine Islands Antarctic Peninsula. *Arctic and Alpine Research*. 26, 290-296.
18. Kennicutt, II M. C., Chown, S. L., Cassano, J. J., Liggett, D., Massom, R., Peck, L. S., Rintoul, S. R., Storey, J. W. V., Vaughan, D. G., Wilson, T. J., Sutherland, W. J. 2014. Six priorities for Antarctic science. *Nature*. 512, 23–25.

19. Parnikoza, I., Convey, P., Dykyy, I., Trokhymets, V., Milinevsky, G., Tyschenko, O., Inozemtseva, D., Kozeretka, I. 2009. Current status of the Antarctic herb tundra formation in the Central Argentine Island. *Global Change Biology*. 15, 1685-1693. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01906.x
20. Parnikoza, I., Miryuta, N., Ozheredova, I., Kozeretka, I., Smykla, J., Kunakh, V., Convey, P. 2015. Comparative analysis of *Deschampsia antarctica* Desv. population adaptability in the natural environment of the Admiralty Bay region (King George Island, maritime Antarctic). *Polar Biology*. 38(9), 1401-1411.
21. Tchuraev, R.N. 2006. General principles of organization and laws of functioning in governing gene networks. In Kolchanov N, Hofesyaedt R (eds) *Bioinformatics of Genome Regulation and Structure Springer Science Media, Inc.* New York.
22. Volkov, R.A., Kozeretka, I.A., Kyryachenko, S.S., Andreev, I.O., Maidanyuk, D.N., Parnikoza, I.Yu., Kunakh, V.A. 2010. Molecular evolution and variability of ITS1-ITS2 in populations of *Deschampsia antarctica* from two regions of the Maritime Antarctic. *Polar Science*. 4, 469-478.

7. References

1. Ajvazyan, S.A., Bukhshtaber, V.M., Enyukov, I.S., Meshalkin, L.D. 1989. *Prikladnaya statistika. Klassifikaciya i snizhenie razmernosti* [Practical Statistics. Classification and change of dimensionality] Moskva: Finansy i statistika.
2. Miryuta, N.Yu., Kunakh, V.A. 2012. Dynamika klitinnikh system in vitro. 3. Gipoteza samokeruvannya procesamy diferenciaciji klityn ta jiji fenomenologichna realizaciya na prykladi kultury tkanyn rauwolfiji zmijinoji. [Hypotesis of autoregulation of differentiation of cell and phenomenological realization on the example of tissue culture of *Rauwolfia serpentina*]. *Biotehnologiya* [Biotechnology], 5(3), 40-52.
3. Miryuta, N., Parnikoza, I., Myryuta, A., Shvydun, P., Smykla, J., Kozeretka, I., Kunakh, V. 2014. Zvedenij latentnij pokaznyk prystosovuvanosti *Deschampsia antarctica* Desv. yak vidbitok mikroumov isnuvannya v rajoni Admiralskoj bukhty (o. Korolya Georga, Pryberezna Antarktyka) [The united latent quality indicator of *Deschampsia antarctica* Desv. adaptability as reflex of the region of Admiralty Bay (King George Island, Maritime Antarctic)]. *Ukrajinskij Antarktichnij Zhurnal* [Ukrainian Antarctic Journal], 13, 159-174.
4. Miryuta, N., Parnikoza, I., Shvydun, P., Myryuta, G., Poronnik, O., Kozeretka, I., Kunakh, V. 2015. Dynamika zvedenogo latentnogo pokaznika prystosovuvanosti populyacij *Deschampsia antarctica* Desv. u rajoni o. Galindez (Argentinskie ostrova, Pryberezna Antarktyka) protyagom trjokh sezoniv [Dynamic of adaptability united quality indicator of *Deschampsia antarctica* populations from Galindez Island (Argentine Islands, maritime Antarctica) during three seasons]. *Ukrajinskij Antarktichnij Zhurnal* [Ukrainian Antarctic Journal], 14, 143-157.
5. Musijenko, M.M. Serebryakov, V.V., Brayon, O.V. 2004. *Ekologiya: Tumatchnij slovník* [Ecology. Dictionary] Kyiv: Lybid.
6. Parnikoza, I., Ozheredova, I., Miryuta, N., Kozeretka, I., Smykla, J., Kunakh, V. 2013. Porivnyalnij analiz pokaznykiv populyacijnoji uspishnosti *Deschampsia antarctica* Desv. v rajoni Admiralskoj bukhty (o. Korolya Georga, Pryberezna Antarktyka) [The parameters of *Deschampsia antarctica* population success comparative analyses in the region of Admiralty bay (King-George Island, The Inshore of Antarctica)]. *Ukrajinskij Antarktichnij Zhurnal* [Ukrainian Antarctic Journal], 12, 186-198.
7. Pollard, Dzh. 1982. *Spravochnik po vychislitelnyh metodam statistiki* [Handbook for computational methods of statistics], Moskva: Finansy i statistika.
8. Sozinov, A.A. 1985. *Polimorfizm belkov i ego znachenie v genetike i selekcii* [Proteins polymorphism and its value in Genetics and Breeding], Moskva.
9. Tchuraev, R.N. (2006). Epigenetika: genny i epigennyi seti v onto- i filogeneze [Epigenetics: gene and epigene nets in ontho- and phylogenesis Genetika]. *Genetika* [Genetics], 42(9), 1276-1296.
10. Andreev, I. O., Spiridonova, E. V., Kyryachenko, S. S., Parnikoza, I. Yu., Maidanyuk, D. N., Volkov, R. A., Kozeretka, I. A., Kunakh, V. A. 2010. Population Genetic Analysis of *Deschampsia antarctica* from two Regions of maritime Antarctica. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 65(4), 208-210.
11. Causton, D.R., Venus, J.C. 1981. *The Biometry of Plant Growth*. Edward Arnold.
12. Conrad, M. 1983. *Adaptability, the Significance of Variability from Molecule to Ecosystem*. New York: Plenum Press.
13. Convey, P. 1996a. Reproduction of Antarctic vascular plants. *Antarctic Science*. 8(2), 127-134.
14. Convey, P. 1996b. The influence of environmental characteristics on life history attributes of Antarctic terrestrial biota. *Biological Reviews*. 71, 191-225.
15. Day, A.T., Ruhland, C.T., Xiong, F.S. 2008. Warming increases aboveground plant biomass and C stock in vascular-plant-dominated Antarctic tundra. *Global Change Biology*. 14, 1827-1843.
16. Dietz, H., Steinlein, T. 1996. Determination of plant species cover by means of image analysis. *Journal of Vegetation Science*, 7, 131-136. DOI: 10.2307/3236426.
17. Fowbert, J.A., Smith, R.I.L. 1994. Rapid population increases in native vascular plants in the Argentine Islands Antarctic Peninsula. *Arctic and Alpine Research*. 26, 290-296.
18. Kennicutt, II M. C., Chown, S. L., Cassano, J. J., Liggett, D., Massom, R., Peck, L. S., Rintoul, S. R., Storey, J. W. V., Vaughan, D. G., Wilson, T. J., Sutherland, W. J. 2014. *Six priorities for Antarctic science*. *Nature*. 512, 23-25.
19. Parnikoza, I., Convey, P., Dykyy, I., Trokhymets, V., Milinevsky, G., Tyschenko, O., Inozemtseva, D., Kozeretka, I. 2009. Current Status of the antarctic herb tundra formation in the Central Argentine Island. *Global Change Biology*. 15, 1685-1693. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01906.x
20. Parnikoza, I., Miryuta, N., Ozheredova, I., Kozeretka, I., Smykla, J., Kunakh, V., Convey, P. 2015. Comparative analysis of *Deschampsia antarctica* Desv. population adaptability in the natural environment of the Admiralty Bay region (King George Island, maritime Antarctic). *Polar Biology*. 38(9), 1401-1411.
21. Tchuraev, R.N. 2006. General principles of organization and laws of functioning in governing gene networks. In Kolchanov N, Hofesyaedt R (eds) *Bioinformatics of Genome Regulation and Structure Springer Science Media, Inc.* New York.
22. Volkov, R.A., Kozeretka, I.A., Kyryachenko, S.S., Andreev, I.O., Maidanyuk, D.N., Parnikoza, I.Yu., Kunakh, V.A. 2010. Molecular evolution and variability of ITS1-ITS2 in populations of *Deschampsia antarctica* from two regions of the Maritime Antarctic. *Polar Science*. 4, 469-478.