

биохимического состава семян и зеленой массы, семенной продуктивности. Сенные образцы имели высокие значения R^2 и небольшие CV у признаков: длина межфазных периодов, размеры боба и семени, длина и ширина листочка. Анализ показателей изменчивости и детерминированности в разных группах образцов выявил снижение значений этих показателей у более специализированных сортов.

Выводы

В результате проведенных исследований было выявлено, что максимальное разнообразие образцов кормовой сои выражено по характеристикам зеленой массы, интенсивности ветвления, размерам соцветия; именно эти признаки наиболее сильно скоррелированы. Слабее всего выражена дифференциация образцов по качественным признакам зеленой массы (содержание белка, клетчатки), размерам листочка, боба и семени, общей длине вегетационного периода; согласованность изменчивости этих показателей также минимальна.

В годы с разными погодными условиями и в группах образцов разного направления использования размах варьирования и степень скоррелированности (детерминированности) исследованных признаков значительно изменяются, причем степень и направление этих изменений определяется условиями роста и спецификой реакции образцов.

Литература

1. *Ермаков А.И.* Методы биохимического исследования растений. – Ленинград.- 1987. - 430 с.
2. *Корсаков Н.И., Адамова О.П., Буданова В.И.* и др. Методические указания по изучению коллекции зерновых бобовых культур. - Ленинград: ВИР.- 1975. - 59 с.
3. *Ростова Н.С.* Структура и изменчивость корреляций морфологических признаков цветковых растений. // Автореф. дис на соиск. степ. д-ра биол. наук. - Санкт-Петербург.- 2000.- 39 с.
4. *Ростова Н.С.* Корреляции: структура и изменчивость. // Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей. - Санкт-Петербург.-2002.- Сер.1., т. 94- 307с.
5. *Щелко Л., Седова Т., Корнейчук В.* и др. Международный классификатор СЭФ рода *Glycine Willd.* - Ленинград: ВИР.- 1990. - 46 с.

Резюме

Проведено исследование межсортовой изменчивости и детерминированности кормовой сои разных направлений использования (зелено-укосного, сеного, силосного) по комплексу морфологических, биохимических и хозяйственно ценных признаков. Установлено, что размах варьирования и степень скоррелированности (детерминированности) исследованных признаков значительно изменяются, причем степень и направление этих изменений определяется условиями роста и спецификой реакции образцов разных групп.

Intercultivar variation and degrees of determination have been studied in soybeans of different application type (for green forage, hay, or silage) for a complex of morphological, biochemical and economically important traits. It has been established that the range of variation and degree of correlation (determinancy- R^2) of the studied traits change significantly, the degree and direction of these changes being determined by growth conditions and specificity of response of accessions from different groups.

РОСТОВА Н.С.

*Санкт-Петербургский Государственный университет,
Россия, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. 7/9 биолого-почвенный ф-т,
e-mail: ns-rostova@yandex.ru*

КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ: ПРИМЕНИМОСТЬ И ПЕРСПЕКТИВЫ В

ИССЛЕДОВАНИЯХ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Проблема исследования и оценки мирового разнообразия культурных растений несмотря на многолетнюю работу в этом направлении до сих пор является важной и актуальной: хорошей иллюстрацией такого положения являются материалы II Вавиловской международной конференции (Генетические ресурсы... 2007). Существенное значение в связи с этим приобретают методы анализа получаемых данных, их осмысленное и корректное применение.

Применяемые в рассматриваемой области методы обработки результатов условно можно разделить на две большие группы: классический статистический и многомерный («разведочный») анализ. В первом случае исследователи оценивают степень надежности обнаруженных различий между изучаемыми формами (образцами, сортами, линиями) по каждому отдельному признаку. Во втором – на основании согласованной изменчивости многих признаков получается определенное упорядоченное распределение всех изучаемых объектов (их ординация) по комплексу характеристик,

Преимущества многомерного анализа: а) замена большого числа более или менее формальных традиционно измеряемых признаков на несколько комплексных независимых характеристик, отражающих наиболее существенные особенности изучаемых объектов (Ростова, 1980, 1988; Ростова, Аристархова и др., 1985; Ростова, Пороховинова и др., 2002), б) более высокая устойчивость комплексных характеристик (за счет нивелирования ошибок измерения и других случайных погрешностей), в) выявление «скрытых» корреляций при анализе (Гладышева и др. 1976, 1977).

Наиболее часто используемый метод многомерной ординации - метод главных компонент (РСА= Principal Component Analysis) опирается на анализ корреляционной матрицы. Соответственно, отношения между структурой исходных данных и особенностями вычисляемых по этим данным матриц заслуживают специального внимания.

В прикладных исследованиях анализ и интерпретация корреляционной матрицы часто ошибочно сводится к оценке составляющих ее коэффициентов методами, предназначенными не для полной матрицы, а только для отдельных независимых коэффициентов. Сравнение нескольких таких матриц также обычно ограничивается перечислением отдельных «стабильно проявляющихся» или «изменяющихся» связей. Применение метода корреляционных плеяд (Терентьев, 1959, 1960) позволяет более содержательно описать структуру связей в отдельной матрице, но не помогает в тех случаях, когда таких матриц несколько. Простой метод попарного сравнения матриц корреляций по структуре РС1 был предложен В.Н.Андреевым (Андреев, Решетников, 1978).

Комплекс эвристических методов сравнительного анализа структуры и уровня корреляций для множества матриц (Ростова, 1980, 1985, 1988, 2002) основанный на принципах многомерного анализа и отдельной оценке сходства по уровню связей и их структуре позволяет не только определить степень их сходства, но и объективно разделить относительно стабильные и более изменчивые характеристики. Использование этого подхода при сравнении корреляционных матриц у различных объектов (виды и формы из 17 родов растений, некоторые зоологические объекты), а также в природных популяциях и в экспериментальных условиях выявило значительные изменения системы взаимосвязей, что доказывает его применимость для поставленных целей исследования. Интересно отметить, что изменения системы связей между клиническими характеристиками была обнаружена в некоторых наших (совместных с медиками), а также - в независимо выполненных медиками в сотрудничестве с математиками исследованиях (Евстафьев и др., 2000; Горбань и др., 1996-2007), что позволяет предполагать значимость этих характеристик для диагностики течения различных заболеваний

Прежде всего обнаружено (Анащенко, Ростова, 1991; Коваль, Ростова, 1986; Ростова, 1986; Ростова, Анащенко и др., 1985; Ростова, Брач, 1989; Ростова, Бурляева, 2007; Ростова Седловский, 1986, 1991) что вся система корреляций между признаками закономерно

перестраивается под влиянием внешних воздействий и при генотипических изменениях. Масштабы выявленных различий в матрицах корреляции тем больше, чем сильнее воздействие и различия между объектами, что позволяет считать их отражением не случайных отклонений, а реальных изменений. Закономерность и определенная направленность изменения взаимосвязей выявляется лишь при сопоставлении полных корреляционных матриц или их частей (внутри- и межплеядные связи, связи отдельных признаков), что доказывает системный характер этих изменений. Анализ относительной изменчивости (CV) и детерминированности (интегрированности - R^2_{ch}) отдельных признаков позволил разделить их на группы, различающиеся по роли экзо- и эндогенных факторов в их варьировании. Анализ изменчивости отдельных коэффициентов корреляции не обнаружил определенной зависимости между силой связи и ее стабильностью.

Значительные различия обнаружены между корреляциями в индивидуальной и межгрупповой, индивидуальной и метамерной изменчивости морфологических признаков, на разных этапах онтогенеза, в изменчивости дефинитивных значений признаков и в динамике, по реакции на внешние воздействия. Связи в межгрупповой, метамерной и динамической изменчивости в большинстве случаев сильнее, чем в индивидуальной изменчивости дефинитивных значений. Различия по структуре связей в разных видах и уровнях изменчивости выражены сильнее, чем между индивидуальной изменчивостью в разных условиях и у форм разной степени родства.

Ухудшение условий среды и снижение адаптированности в большинстве случаев вызывает общее повышение силы связей. Различия по структуре связей соответствуют более значительным воздействиям, приближающимся к экстремальным, и/или - более значительным изменениям генотипа.

Изменения структуры связей отдельных признаков тем сильнее, чем ниже их детерминированность. Наиболее стабильна структура связей признаков, образующих "ядра" основных корреляционных плеяд (эколого-биологические и биологические индикаторы); корреляции между ними могут значительно варьировать по силе, но состав плеяд при этом остается постоянным. Высокая изменчивость структуры связей характерна для признаков - "сателлитов" основных плеяд.

Особую роль играют признаки, характеризующиеся высоким уровнем связей с остальными и значительной изменчивостью структуры этих связей. Это показатели, имеющие высокое адаптивное значение и, как следствие - пластичную систему зависимостей (множественное обеспечение надежной реализации). В большинстве случаев такие признаки имеют сильные связи не с одной, а с двумя - тремя корреляционными плеядами.

Сравнение матриц корреляции у объектов разной степени родства показало общее соответствие между степенью сходства самих объектов и структурой связей исследованных признаков, но аналогичного параллелизма по связям отдельных признаков не обнаружено. Выявленные различия системы корреляций сильнее проявляются в сравнительно благоприятных условиях среды. Повышение "жесткости" системы, вызванное ухудшением условий, нивелирует специфику структуры связей у разных объектов.

Различия системы корреляций у разных объектов (сортов и их групп, форм, таксонов) выражаются также в степени пластичности ее структуры. Более высокая пластичность структуры связей характерна для эврибионтных форм и является дополнительным механизмом адаптации к существованию в разнообразных и/или меняющихся условиях среды. Специализированные группы, сформировавшиеся в результате жесткого отбора (в том числе - сорта культурных растений новейшей селекции), отличаются снижением или утратой этой пластичности.

В практическом применении анализа корреляционных матриц и основанного на этих матрицах анализа главных компонент наиболее содержательные результаты можно получить при разделении разных видов и уровней изменчивости. Например, даже при небольшом объеме выборки характеристика корреляций в индивидуальной изменчивости возможна на основе объединенной матрицы, вычисляемой по центрированным (в пределах каждого образца

(выборки) значениям.⁹ Межгрупповая изменчивость и корреляции определяются при использовании средних значений признаков, вычисленных для каждой группы (варианта). Такие относительно простые операции дают гораздо более содержательные результаты, чем некоторые специально разработанные методы; такие, как «иерархический» компонентный анализ и СРСА (= Common Principal Component Analysis; Flury, 1984, 1988). Следует отметить, что в некоторых случаях при использовании обычного РСА вектор «межгрупповой изменчивости» выделяется в виде первой компоненты, но это происходит далеко не всегда, а получение соответствующих корреляционных матриц требует дополнительных вычислений.

«Ресамплинговая» оценка структуры получаемых в ходе анализа и сравниваемых корреляционных матриц возможна с использованием «перестановочного теста» Мантеля (permutation test; Mantel, 1967), который позволяет также определить степень сходства не только между разными матрицами по их структуре, но и вероятность их отличия от «случайной матрицы» (Sokal, Rohlf, 1995: p.813-818).

Литература

1. Анащенко А.В., Ростова Н.С. Корреляционный и факторный анализ морфологических и хозяйственных признаков рапса.// Сельскохозяйственная биология – 1991 - № 4 - с.129-135..
2. Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Анализ фенетической изменчивости географически отдаленных популяций одного вида// Математические методы в экологии и географии – Владивосток – 1978 – с.98-110.
3. Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке// Санкт-Петербург – 2007 – 694с.
4. Гладышева Н.М., Ростова Н.С., Смирнов В.Г. Изучение корреляций между морфологическими признаками диплоидных и тетраплоидных форм озимой ржи и их устойчивостью к полеганию. // Вестн.ЛГУ – 1976 – № 21 - с.146-154.
5. Гладышева Н.М., Ростова Н.С., Смирнов В.Г. Анализ системы корреляций между морфологическими признаками диплоидных и тетраплоидных форм озимой ржи и их устойчивостью к полеганию// Цитология и генетика – 1977 - № 2 - с. 145-149.
6. Евстафьев В.В., Левин М.Я., Самцов А.В., Солнцев В.Н. Иммунный статус псориаза: системный анализ. Смоленск – 2000 - 148 с
7. Горбань А.Н. и др. 1996-2007 (на сайте <http://adaptometry.narod.ru/>)
8. Коваль С.Ф., Ростова Н.С. Структура корреляций элементов продуктивности у низкорослых изогенных линий Новосибирской-67// Сельскохозяйственная биология – 1986 - № 8 - с.61-67.
9. Ростова Н.С. Корреляционный анализ (корреляционные плеяды; метод главных компонент) и проблема системности биологических объектов// Докл.Моск.общества испытателей природы за II полугодие 1978 года, М, Наука – 1980 - с.79-82.
10. Ростова Н.С. Сравнительный анализ корреляционных структур// В сб.: Исследование биол.систем математическими методами (Тр.БиНИИ ЛГУ – 1985 - в.37 - с.37-54.
11. Ростова Н.С. Изменчивость корреляций у культурного подсолнечника. 1. Декоративная форма.// Вестн.ЛГУ – 1986 - в.2 - № 4 - 44-57.
12. Ростова Н.С. Корреляционный анализ в популяционных исследованиях// В сб.: Экология популяций – М - 1988 - с.66-68.
13. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость// СПб – 2002 - 307 с
14. Ростова Н.С. Корреляции в макро- и микроэволюции// Материалы конф. «Современные проблемы биологической эволюции» - 2007 - С. 286-288.
15. Ростова Н.С., Анащенко А.В., Рожкова В.А. Сравнительный анализ корреляций признаков продуктивности у гибридов подсолнечника.// Сельхоз.биология – 1985 - № 12 - с.64-72.
16. Ростова Н.С., Аристархова М.Л., Курцева А.Ф. Изучение изменчивости морфологических и хозяйственных признаков проса методом факторного анализа//

⁹ Компьютерное получение таких матриц (pooled) возможно, например, в пакете STATISTICA for Windows.

- Научно-техн.бюлл. ВИР – 1985 - N 150 - с.53-57.
17. *Ростова Н.С., Брач Н.Б.* Генотипические и экологические корреляции некоторых признаков льна-долгунца// Тр. по прикл.ботанике, генетике и селекции – 1989 - т.125 - с.56-64.
 18. *Ростова Н.С., Бурляева М.О.* Изменчивость структуры корреляций морфологических и хозяйственных признаков у сои разных направлений кормового использования //Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. Материалы II международной конференции. СПб. 26-30 ноября 2007 - С.342-344.
 19. *Ростова Н.С., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б.* Изучение хозяйственно ценных признаков линий генетической коллекции льна. Сообщение I. Корреляции и их изменчивость// Научно-информ. Бюлл. ВИР им. Н.И.Вавилова – 2002 - Вып. 241 - с. 37-43.
 20. *Ростова Н.С., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б.* Изучение хозяйственно ценных признаков линий генетической коллекции льна. Сообщение II. Комплексная оценка линий// Научно-информ. Бюлл. ВИР им. Н.И.Вавилова – 2002 - вып. 241 - с. 44-50.
 21. *Ростова Н.С., Седловский А.И.* Взаимосвязи элементов продуктивности у разных сортов риса в зависимости от условий выращивания// Сельскохозяйственная биология .- 1986 - № 7 - с.13-20.
 22. *Ростова Н.С., Седловский А.И.* Изменчивость взаимосвязей компонентов продуктивности разных сортов риса после обработки мутагенами// Сельскохозяйственная биология – 1991 - № 3 - с.100-107.
 23. *Терентьев П.В.* Метод корреляционных плеяд// Вестн. Ленингр. Ун-та, 1959 - №9 – с.137-141,
 24. *Терентьев П.В.* Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд// Применение математических методов в биологии – Л – 1960 – с.27-36,
 25. *Flury B.N.* Common Principal Components in “k” groups// J. Amer. Stat. Assoc. – 1984 - v.84 – pp. 892-898.
 26. *Flury B.N.* Common Principal Components and related multivariate models. 1988 – NY – 258 pp.
 27. *Mantel N.* The detection of disease clustering and a generalized regression approach// Cancer Res. -1967 - v.27 - P. 209-220.
 28. *Sokal R., Rolf F.* Biometry. 1995 - N-Y – (3 ed.) - 888 pp

Резюме

Описаны результаты применения эвристических приемов сравнения матриц корреляции по структуре и силе связей (в исследованиях генетических ресурсов в естественных и экспериментальных условиях). Метод позволяет оценить степень изменчивости связей по множеству матриц, а также для отдельных признаков.

Results of heuristic comparisons of correlation matrices measuring differences in structure and strength of correlations are presented (in studies of genetic resources from natural and experimental conditions). Method allows one to estimate amount of variation in correlations for a set of complete matrices, as well as for characters.

СТРАШНЮК В.Ю., ТАГЛИНА О.В., ГОРЕНСКАЯ О.В., ШАКИНА Л.А.

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина,
Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы, 4, e-mail: strashnyuk@univer.kharkov.ua*

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛИТЕННЫХ ХРОМОСОМ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ПРИ ГЕТЕРОЗИСЕ

Разработка теоретических основ гетерозиса имеет важное значение в связи с широким практическим применением этого явления. Удобным модельным объектом для этого является