

УДК 575.17 (582.542.11)

**ЗВЕДЕНИЙ ЛАТЕНТНИЙ ПОКАЗНИК ПРИСТОСОВУВАНOSTI
DESCHAMPSIA ANTARCTICA DESV. ЯК ВІДБИТОК МІКРОУМОВ
ІСНУВАННЯ В РАЙОНІ АДМІРАЛЬСЬКОЇ БУХТИ (о. КОРОЛЯ ГЕОРГА,
ПРИБЕРЕЖНА АНТАРКТИКА)**

**Н.Ю. Мірюта¹, І.Ю. Парнікоза¹, Г.Ю. Мирюта¹, П.П. Швидун²,
Є. Смикла³, І.Козерецька², 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, Краків, 31120, Польща

В екстремальних умовах довкілля популяції рослин характеризуються адаптацією до його несприятливих змін, що визначається терміном «приспосовуваність». Проте різні популяції можуть реагувати з різним успіхом. Для оцінки приспосовуваності може бути виміряна низка показників, реакція яких на одні й ті самі умови теж може бути різною. У цьому дослідженні ми оцінювали приспосовуваність унікальної антарктичної рослини – *Deschampsia antarctica*, яка базується на параметрах, що відбивають три різних рівні організації: популяційний (S – проективне покриття), організмовий (Ph – біометричні характеристики) та клітинний (rcDNA – відносний вміст ДНК в ядрі клітин паренхіми листків). Збір матеріалу для вивчення було здійснено на острові Короля Георга (Прибережна Антарктика) у двох оазах району Адміральської бухти протягом південного літнього сезону 2005/06 рр. Було проаналізовано шість популяцій. Отримані попарні відмінності між популяціями за трьома вищевказаними параметрами для кожної пари досліджених показників було використано для визначення зведеного латентного показника приспосовуваності для кожної популяції. Величину цього показника виражено в балах. Значення зведеного латентного показника приспосовуваності характеризує синхронізованість реакції трьох досліджених показників приспосовуваності в конкретних умовах мікрооточення. Цей підхід дає змогу подати приспосовуваність популяцій *D. antarctica* на основі комплексу характеристик в умовах мозаїчних мікрокліматичних умов, посиленних кліматичними змінами у Прибережній Антарктиці.

Сводный латентный показатель приспособляемости *Deschampsia antarctica* Desv. как отражение микроусловий существования в районе Адмиральской бухты (о. Короля Георга, Прибрежная Антарктика)

Н.Ю. Мирюта, И.Ю. Парникоза, А.Ю. Мирюта, П. П. Швидун, Е. Смыкла, И. А. Козерецкая, В.А. Кунах

Реферат. В экстремальных условиях окружающей среды популяции растений характеризуются адаптацией к её неблагоприятным изменениям, которая характеризуется термином «приспособляемость». Однако разные популяции могут реагировать с различным успехом. Для оценки приспособляемости может быть измерен набор показателей, реакция которых на одни и те же условия тоже может быть разной. В этом исследовании мы оценивали приспособляемость уникального антарктического растения – *Deschampsia antarctica* на основе параметров, отражающих три уровня организации: популяционный (S – проективное покрытие), организменный (Ph – биометрические характеристики) и клеточный (rcDNA – относительное содержание ДНК в ядре клеток паренхимы листьев). Сбор материала для изучения был осуществлен на острове Короля Георга (Прибрежная Антарктика) в двух оазисах района Адмиральской бухты в течение южного летнего сезона 2005/06 г. Были

проаналізовані шість популяцій. Отримані парні різниці між популяціями по трьох вищезгаданих параметрах для кожної пари досліджуваних показувачів були використані для визначення сумарного латентного показувача пристосовуваності для кожної популяції. Величина цього показувача виражена в балах. Значення сумарного латентного показувача пристосовуваності характеризує синхронність реакції трьох досліджуваних показувачів пристосовуваності в конкретних умовах середовища. Цей підхід дозволяє подати пристосовуваність популяцій *D. antarctica* на основі комплексу характеристик в умовах мозаїчних мікрокліматических умов, посиленних кліматическими змінами в Прибережній Антарктиці.

The united latent quality indicator of *Deschampsia antarctica* Desv. adaptability as reflex of current microconditions in the region of Admiral Bay (King George Island, Maritime Antarctic)

N. Miryuta, I. Parnikoza, A. Myryuta, P. Shvydun, J. Smykla, I. Kozeretska, V. Kunakh

Abstract. Plant populations residing in extreme environmental conditions develop adaptation to sudden abrupt environment changes; such plant reaction is known as adaptability. However, different plant populations develop their adaptability with not the same degree of success. To determine such degree, different measurable indices may be chosen, their changes following the same condition changes being not the same. In this investigation we evaluate the adaptability of a unique Antarctic plant - *Deschampsia antarctica*, the evaluation being based on parameters reflecting three levels of organization: population level (S, vegetation cover), individual level (Ph, biometric), and cellular level (relative DNA content in leaf parenchyma cells). Field material collection has been carried out on the King George Island (Maritime Antarctic) on ice-free area of the Admiralty Bay during the southern summer period of 2005-2006. Six *D. antarctica* populations have been analyzed. The approaches used have permitted to choose and analyze the interrelations between several indices of adaptability reflecting the population adaptability. The pairwise differences between populations obtained for each pair of indices studied have been taken for determination of the united latent quality indicator describing the adaptability of each population. The value of this indicator is given in points. Such value determines the coordination of reactions for three adaptability indices having been studied in concrete "mosaic" micro-environmental conditions. Such an approach enables to describe the adaptability of *D. antarctica* populations taking into account the complex of different traits being intensified.

Keywords: *Deschampsia antarctica*, united latent quality indicator of adaptability, King George Island, Maritime Antarctic

1. Вступ

В екології пристосовуваність може бути окреслена як можливість реагувати на неочікувані зміни в середовищі (Мусієнко та ін., 2004). Повною мірою це актуально для рослин, що зростають в екстремальних умовах довкілля, таких як Антарктика, змушених адаптуватися як до локальної мозаїки мікрокліматів, так і до глобальних екологічних змін. Зокрема, зовнішній вигляд угруповань домінуючого виду судинних рослин Антарктики – *Deschampsia antarctica* Desv. сильно залежить од віддаленості від моря та базових ландшафтних умов, що формують у межах однієї вільної від льоду території набір ділянок з різним мікрокліматом (Kozeretska et al., 2010; Bolter et al., 1989). Мікрокліматичні ділянки виникають і на невеликих територіях однієї й тієї ж популяції (Bolter et al., 1989). Додаткові великі антарктичним судинним рослинам створюють також швидкі кліматичні зміни в антарктичному регіоні (Convey, 2003; Turner et al., 2005, Turner et al., 2013; Royles et al., 2013). Останні дослідження показали варіювання інтенсивності змін клімату в Західній Антарктиці, а також неоднорідність реакції на них різних біологічних індикаторів (Royles et al., 2013). Зокрема, в умовах Аргентинських островів показано, що популяції обох видів можуть збільшуватися дуже швидко (Fowbert and Smith, 1994; Smith, 1994). В той же час у подальших дослідженнях такого зростання не виявлено (Parnikoza et al., 2009). Зважаючи на те, що численні дослідження щучника фокусувалися на анатомічних, фізіологічних чи біохімічних характеристиках виду загалом (Smith, 2003; Mosyakin et al., 2007; Parnikoza et al., 2007a; 2011a), у вищеприписаній ситуації головна увага має бути приділена порівняльному вивченню пристосовуваності окремих популяцій цього виду в умовах варіювання клімату

мікрооточення, посиленому загальними кліматичними флуктуаціями в регіоні. Ймовірно, такі флуктуації впливають на успішність статевої репродукції (тобто продукування життєздатного насіння), що за сприятливих умов може працювати на збільшення популяцій та посилення їх локальної територіальної експансії (Convey, 1996)

Прямі вимірювання індексу успішності (fitness) *in situ* дуже проблематичні; зважаючи, на що мають бути застосовані непрямі методи. Зазвичай застосовується показник освоєної популяцією поверхні, якому в екологічних дослідженнях відповідають показники проективного покриття, зайнятої території, покриття крон чи площі, вкритої листками (Maarel, 2005). Ці важливі структурні характеристики, як відомо, можуть бути сильно пов'язані з екосистемними процесами (Tømmervik, 2005). Усі ці показники по суті зводяться до єдиного – вертикальної проекції надземної частини рослин, що дає об'єктивну міру зайнятої популяцією площі (Myers and Shelton, 1980; Finnigan, 2007).

Наступний підхід для оцінки популяційної пристосовуваності полягає в оцінці адаптивних параметрів на індивідуальному рівні. При цьому вимірюються біометричні параметри дорослих екземплярів у популяції, що є розповсюдженим підходом у популяційній екології (Causton and Venus, 1981; Weiner and Thomas, 1986; Jong and Klinhamer, 1994). Біомаса та індивідуальні розміри мають важливе значення для боротьби між екземплярами за обмежені ресурси (Uchamanski, 2003).

Цитогенетичні параметри, як відомо, можуть бути додатковою характеристикою для оцінки популяційної пристосовуваності. Наприклад, поліплоїдія для рослин, що зростають в екстремальних умовах довкілля (Wolf, 1937; Stroganov, 1973; Кунах, 2011). Збільшення вмісту ДНК свідчить про активізацію рівня метаболізму, який теж може бути використаний для оцінки пристосовуваності в конкретних умовах (Levin, 2002; Parnikoza et al., 2008; Мірjuta, Кунах, 2011). В нашому попередньому дослідженні продемонстровано реакцію показників площі ядра та вмісту ДНК в ядрі клітин паренхіми листка *D. antarctica* на різні екологічні умови зростання в районі Аргентинських островів (Parnikoza et al., 2007b; Parnikoza et al., 2011b).

Зазвичай різні індекси популяційної пристосовуваності в екологічних дослідженнях застосовуються незалежно (Convey, 1996ab; Day et al., 2008). Однак адаптованість популяції, підтверджена за одним індексом, не обов'язково буде підтримана іншими індексами. Тому інтерпретація результатів досліджень, заснованих на окремому індексі, ускладнюється. Раніше нами було зроблено спробу графічно представити комплексну пристосовуваність вивчених популяцій (див. Парнікоза та ін., 2014). Проте значно кращу можливість для порівняльної оцінки пристосовуваності різних популяцій дає її оцінка в балах. Зважаючи на це, мета даної роботи – на основі трьох проаналізованих індексів пристосовуваності розрахувати для кожної дослідженої популяції значення зведеного латентного показника пристосовуваності.

2. Матеріали та методи

2.1. Район дослідження. Дослідження було здійснене для популяції *D. antarctica* острова Короля Георга, Прибережна Антарктика, а саме у вільних від криги оазах району Адміральської бухти. Холодний клімат із середньою річною температурою -1.7°C (2.4° в січні та -6.8° в липні), висока відносна вологість (84%) з сильним океанічним впливом та високою кількістю опадів (530 мм на рік) являють собою типові умови для північної частини Прибережної Антарктики (Kejna, 1999). Найважливішими кліматичними чинниками цієї території є потужні кабатичні вітри, які часто досягають ураганної сили. Попри жорсткі природні умови, вільні від криги території району Адміральської бухти сприяють розвитку наземної біоти. Рослинність цієї території, як і інших частин Прибережної Антарктики, представлена майже виключно криптогамними організмами, які включають переважно мохи, печіночники, лишайники, водорості та ціанобактерії. Угруповання судинних рослин представлені формацією антарктичної трав'янистої тундри (Parnikoza et

al., 2009). Однак у порівнянні з іншими територіями Прибережної Антарктики район Адміральської бухти являє собою одну з найбагатших з ботанічної точки зору територій у межах Антарктики загалом (Ochyra, 1998; Krzewicka and Smykla, 2004) і містить найбільші неперервні угруповання судинних рослин (Barcikowski et al., 2001, 2003). Детальний опис наземних екосистем району Адміральської бухти, який дає інформацію про його рельєф, геологію, клімат, рослинність, вплив моря, едафічні та трофічні умови, представлений у низці публікацій (e.g. Rakusa-Suszczewski, 1993; Ochyra, 1998; Beyer and Bölter, 2002).

2.2. Система дослідних площадок. У дослідженні вивчалися популяції *D. antarctica*, зібрані під час південного літнього сезону 2005/06 рр. на двох вільних від криги територіях району Адміральської бухти – в оазі Поїнт-Томаса (62°10'S, 58°28'W) в околицях Польської антарктичної станції Арцтовський та на півострові Келлера (62°05'S, 58°24'W) в околицях Бразильської станції Фераз. Головним регіоном нашого дослідження була оаза Поїнт-Томаса, де вивчалися 5 популяцій *D. antarctica*:

1. 11Str – S 62°09.765', W 58°27.871', 5 м н.р.м. Схил підвищення узбережжя північно-західної експозиції (30-40°) під колонією пінгвінів у 100 м від берега струмка.

2. 17Flg – S 62°09.560', W 58°28.245', 1 м н.р.м. Рівнинна територія біля моря на схід від флагштока – 40 м від океану.

3. 27 Mlt – S 62°09.748', W 58°28.267', 21 м н.р.м. Схил пагорба північно-східної експозиції (5-10°), зі струмком від льодовика, що тане, 340 м від океану.

4. 30Itl – S 62°10.349', W 58°31.080', 1 м н.р.м. Біля підніжжя гірського схилу північної експозиції з крутизною 5°, 60 м від океану.

5. 31 Puh – S 62°09.807', W 58°28.151', 100 м н.р.м., ділянка, розташована на верхівці пагорба на макросхилі східної експозиції з крутизною 5°, біля могили Пухальського, 282 м від океану.

29Fer – одна популяція також була досліджена в найближчій оазі Фераз S 62°04.985', W 58°23.490', 7 м н.р.м. Каменистий рельєф, верхівка плато; схил зі східною експозицією 5-10°, штучний насип з будівельних матеріалів, 100 м від океану.

Упродовж польового дослідження в кожній з вищеописаних популяцій закладалися дослідні площадки (3×3 м). Система площадок відповідала широким коливанням умов у межах головних екологічних градієнтів, які формуються від краю океану до краю льодовика (Kozeretska et al., 2010; Parnikoza et al., 2011a). Вплив цього градієнта позначається на рясності *D. antarctica* відповідно до варіацій рельєфу, висоти над рівнем моря (н.р.м), крутизни схилу і його експозиції, типу та вологості субстрату, а також впливу тварин. Взаємне розташування дослідних площадок представлено на рис. 1.

2.3. Вимірювання проективного покриття. На кожній з закладених дослідних площадок проективне покриття *D. antarctica* було виміряне за допомогою модифікованих підходів (Kennedy and Addison, 1987; Floyd and Anderson, 1987; Dietz and Steinlein, 1996; Röttgermann et al., 2000). Вимірювання проективного покриття є адекватним та простим методом польового дослідження. Цей метод полягає в оцінці вертикальної проекції зелених частин рослини на ґрунтову поверхню у відсотках від загальної поверхні дослідної площадки. Відомості щодо проективного покриття *D. antarctica*, визначені в ході дослідження, наведено в таблиці 1 у статті (Парнікоза та ін., 2013).

2.4. Відбір матеріалу для лабораторних досліджень. З кожної дослідної площадки в сухі паперові пакети відбиралося від однієї до п'яти непошкоджених куртин щучника з суцвіттями. Протягом кількох годин після збору всі зразки переносилися в лабораторію польської станції Арцтовський для обробки. У лабораторії з кожної зібраної куртини відбиралися зразки зелених листків, які фіксувалися для цитогенетичного аналізу в суміші 96% спирту та льодяної оцтової кислоти (3:1) на 30 хвилин. Після фіксації матеріал зберігався в 70% алкоголі. Решту кожного зразка куртини висушували, запаковували та доставляли в Україну для подальшого дослідження.

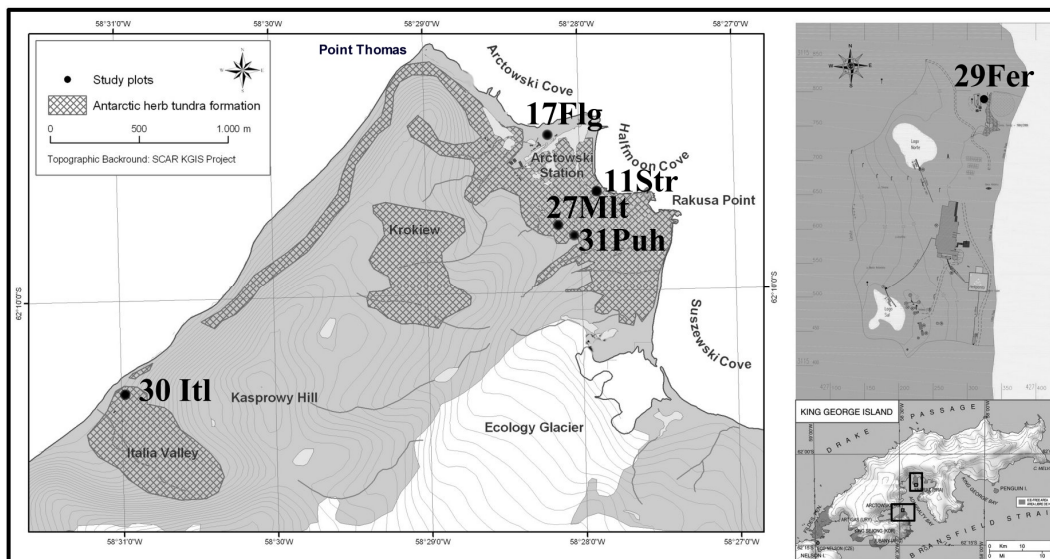


Рис. 1. Карта розташування досліджених локалітетів Адміральської бухти (о. Короля Георга, Прибережна Антарктика)

2.5. Біометричні показники та відносний вміст ДНК. У лабораторії після кількох тижнів зберігання та транспортування зібрані зразки було проаналізовано за біометричними та цитологічними параметрами. Біометричні параметри було виміряно на висушених на повітрі зразках. Зокрема, були виміряні висота генеративного погона, довжина листка, довжина суцвіття, довжина квіточки, кількість квіточок у суцвітті. Ці фактори було обрано для дослідження, оскільки життєві форми *D. antarctica* – куртини, що складались лише з розеток листя та пагонів-суцвіть (Gielwanowska, 2005; Parnikoza et al., 2011a). Середні значення вимірних характеристик наведено в табл. 1 у статті (Парнікоза та ін., 2013).

Цитологічний аналіз був спрямований на оцінку відносного вмісту ДНК (rcDNA) в ядрах клітин паренхіми листя. Відносний вміст ДНК аналізувався в ядрах досліджених клітин порівняно із вмістом ДНК в анафазній клітині корінця *D. antarctica*. Аналіз вмісту ДНК в ядрі проводився за протоколом, описаним в (Parnikoza et al., 2007b; 2011b). На основі цих зразків робили препарати та фарбували їх за Фьольгеном (Kiernon, 1990). На кожному з чотирьох скелець фотографували 25 ядер, використовуючи оптичний мікроскоп (NU-2E, Carl Zeiss) із зеленим світлофільтром та цифрову камеру (Samsung CCD SAC-410 PA) з відеоадаптером (Konus Asus V 3000) із червоним фільтром PAL-N. Цифрові фото, що містили зображення досліджуваних ядер, були об'єднані із зображенням анафазу, тоді отримано порівняльну денситограму за допомогою програми ScionImage. Вміст ДНК був розрахований як відношення площ під піками денситограми зафарбованих досліджених ядер до таких площ для анафазного ядра з клітини корінця *D. antarctica*, відношення було помножене на 4 (анафазні клітини меристеми корінця *D. antarctica* зазвичай містять 4С, де С – звичайний вміст ДНК у гаплоїдному каріотипі). Усі значення вимірних параметрів репрезентують різні організаційні рівні: популяційний, організмовий та клітинний. Значення, отримані для морфометричних та цитоморфометричних параметрів, після розбиття на класи були попарно порівняні за допомогою критерію медіани (Поллард, 1982).

2.6. Статистичний аналіз. У цьому дослідженні кінцевою метою було отримання зведеного латентного показника пристосовуваності як відбитку конкретних умов мікросередовища кожної дослідженої популяції. При комплексній оцінці такого відбитку-пристосовуваності на основі порівняння кількох параметрів результуюча латентна

адаптованість для кожної з аналізованих популяцій може бути виражена в балах. Ці бали слугують виміром пристосовуваності популяції до конкретних мікроумов. Найбільша координація вимірюваних індексів пристосовуваності цієї популяції відповідає нульовому значенню зведеного латентного показника. Чим більше відхилення від нуля, тим більш односпрямовані (у випадку позитивних значень зведеного латентного показника) чи різноспрямовані (у випадку його негативних значень) зміни між популяціями для досліджених показників. Тобто набір вимірних індексів (проективне покриття, біо- і цитоморфометричних) певною мірою характеризує ступінь пристосовуваності популяцій до певної комбінації мікроумов, що не піддаються безпосередньому вимірюванню, і є латентною характеристикою.

У випадках нестандартності поставленої задачі і відсутності попередньої інформації про характер взаємодії аналізованих параметрів (у нашому випадку – між вимірюваними показниками пристосовуваності) зазвичай застосовують евристичні методи. Для одержання зведеного латентного показника пристосовуваності на першому етапі було застосовано деякі евристичні методи зниження розмірності, зокрема, метод екстремального групування характеристик (Айвазян, 1989). У рамках застосованого евристичного підходу оцінку латентного зведеного показника проводили за допомогою попарних порівнянь. Цей метод є досить простим для експертів, що оцінюють значення попарних різниць за рядом обраних показників (Айвазян, 1989).

Для дослідження різниць за біометричними та цитологічними параметрами між популяціями *D. antarctica*, які зростали в різних екологічних умовах, для кожної дослідної площадки за кожним параметром було побудовано розподіли. Пошук різниць між розподілами для пар популяцій за біометричними та цитологічними параметрами проводився 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 параметрів (Поллард, 1982; Парнікоза та ін., 2013). Результати попарного порівняння в умовних одиницях, подані в таблиці 2 у статті (Парнікоза та ін., 2013), були розраховані за (Поллард, 1982).

Під час обстеження складних об'єктів (таких як набір популяцій), що описуються багатьма характеристиками, використовують метод екстремального групування характеристик 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. Тому набори попарних порівнянь популяцій групували за трьома парами показників пристосовуваності. Результат такого групування було нанесено на схему, в якій лінк – лінія, що пов'язує на схемі дві популяції, відповідає наявності позитивної кореляції між двома показниками у «позитивній» групі або наявності негативної кореляції між двома показниками у «негативній» групі. Ця схема являє собою мозаїчну картину взаємовідносин між характеристиками популяцій. Подальший аналіз цієї мозаїчної картини проведено за методом індикаційних шкал (Айвазян, 1989). Для цього кожному лінку було надане значення +1 для «позитивної» групи та значення -1 для «негативної» групи. Тоді пораховано кількість балів для кожної популяції, нормовано їх і нанесено на діаграму. Цей показник відповідає застосовуваному в таких випадках у статистиці зведеному латентному показникові, тому що він об'єднує в собі набір експертних оцінок трьох показників (оцінки проективного покриття, вимірів цитоморфометричного та кількох біометричних параметрів, а також їхніх попарних порівнянь за допомогою регресійних методів і групування методом екстремального групування) із введенням необхідної поправки. Описана вище процедура приводить до підвищення рівня абстрагування і дозволяє точніше й простіше характеризувати стан конкретної популяції залежно від конкретного мікрокліматичного оточення. Біологічним сенсом зведеного латентного показника пристосовуваності є комплексна реакція популяції на вплив мікрооточення.

3. Результати та їх обговорення

Первинним результатом нашого дослідження є набір експертних оцінок проективного покриття, вимірів цитоморфометричного та кількох біометричних параметрів, наведених у табл. 1 у статті (Парнікоза та ін., 2013). Наступним результатом є набір їхніх попарних порівнянь за допомогою визначення абсолютного значення різниць для показника проективного покриття та за допомогою критерію медіани для визначення відстаней між медіанами розподілів цитоморфометричного і кількох біометричних параметрів. Цей результат наведено в табл. 2 у статті (Парнікоза та ін., 2013).

Результати подальшого аналізу представлено на рис. 2–4. Ми проаналізували три набори пар параметрів різниць у проективному покритті, різниць у біометрії та різниць у цитоморфометрії методом регресійного аналізу і одержали попарні набори різниць у біометрії та проективному покритті, в цитоморфометрії та проективному покритті, в біометрії та цитоморфометрії, розташовані відповідно по осях X та Y. Потім пари наборів було розділено на «позитивну» та «негативну» групи методом екстремального групування за допомогою регресійного аналізу для подальшого порівняння вихідних наборів попарних різниць.

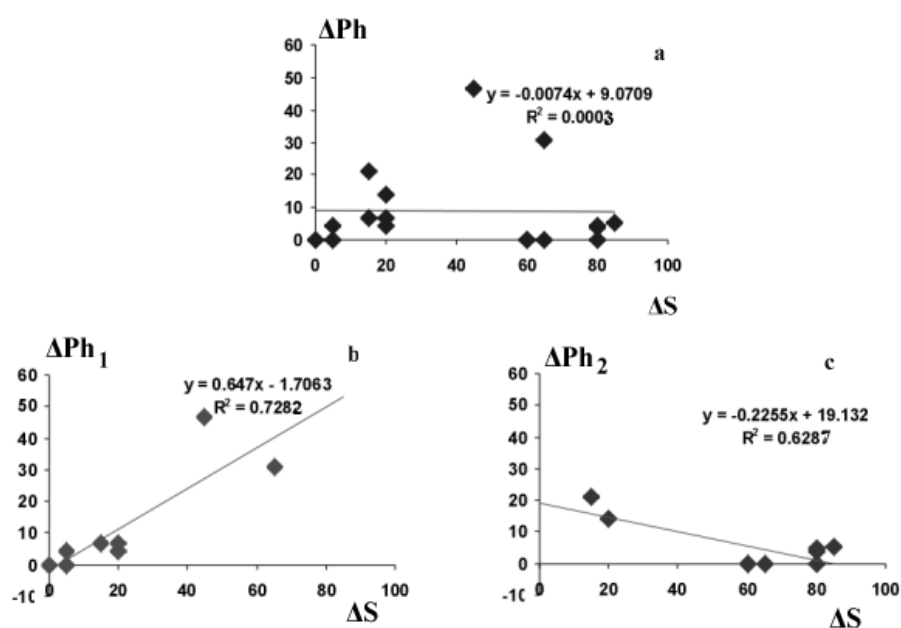


Рис. 2. Залежність наборів різниць між розподілами рослин *D. antarctica* за біометричними характеристиками (ΔPh) (висота генеративного пагона, довжина листка, довжина суцвіття, довжина квітки, кількість квіток у суцвітті) від наборів різниць площ проективного покриття |ΔS|: а – для всіх досліджених величин між усіма площадками; б – для різниць, які мають залежність з позитивною кореляцією між ΔPh₁ та |ΔS|, отриману методом найменших квадратів; с – для різниць, які мають залежність з негативною кореляцією між ΔPh₂ та |ΔS|. На графіках а, б, с наведено рівняння прямих регресії, проведених методом найменших квадратів, та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції між значеннями ΔPh, ΔPh₁, ΔPh₂ та |ΔS|. Значення критеріальної статистики для величин R², наведених на графіках: а – F_{1,16}=0.00001 (не перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для N=17 (F_{1,15}=4.54)), б – F_{1,7}=16.07 та с – F_{1,6}=11.85 (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.

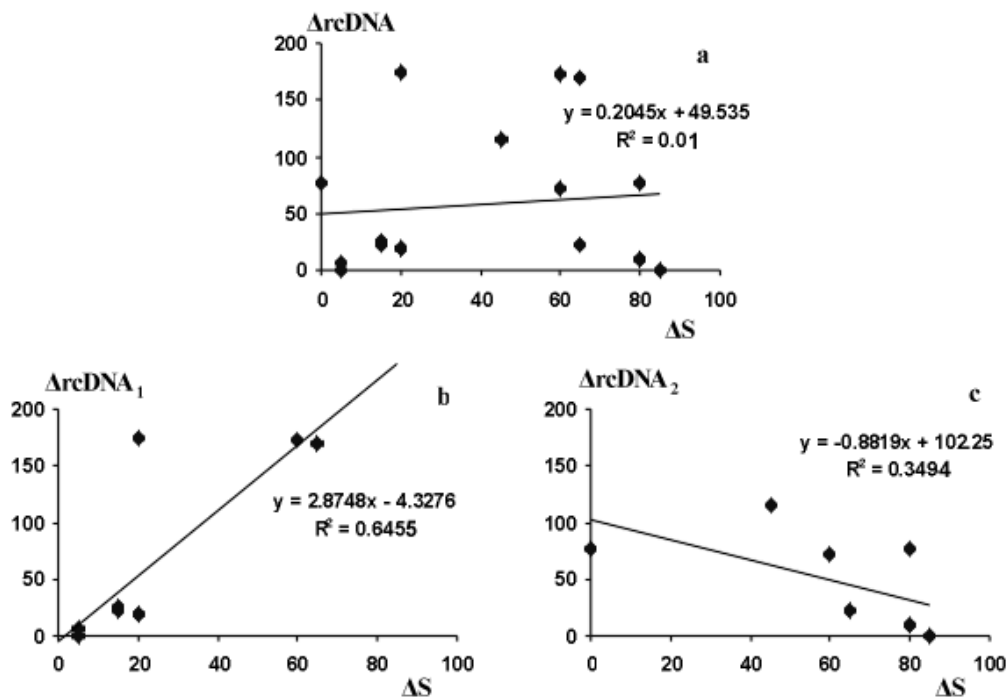


Рис. 3. Залежність наборів різниць між розподілами клітин у листках рослин *D. antarctica* (ΔcD) за характеристикою відносний вміст ДНК в ядрі (related content of DNA in nucleous (ΔcD)) від наборів різниць площі проективного покриття $|\Delta S|$: а – для всіх досліджених величин між усіма дослідженими площадками; б – для різниць, які мають залежність з позитивною кореляцією між ΔcD_1 та $|\Delta S|$, отриману методом найменших квадратів; с – для різниць, які мають залежність з негативною кореляцією між ΔcD_2 та $|\Delta S|$. На графіках а, б, с наведено рівняння прямих регресії, проведених методом найменших квадратів, та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції. Значення критеріальної статистики для величин R^2 , наведених на графіках: а – $F_{1,15}=0.15$ (не перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=17$ ($F_{1,15}=4.54$)), б – $F_{1,7}=12.747$ та с – $F_{1,6}=3.21$ (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для б: $N=9$ ($F_{1,7}=5.59$)) та не перевищують для с: $N=8$ ($F_{1,6}=5.99$)), що означає відсутність лінійної залежності у першому випадку і наявність лінійної залежності у другому; у третьому випадку статистично достовірного перевищення немає, але значення критеріальної статистики у випадку с значно перевищує відповідне значення у випадку а.

Схему взаємодії між групами пар популяцій було проаналізовано для трьох комбінацій наборів попарних відстаней на популяційному ($|\Delta S|$), організмівому (ΔPh) та клітинному ($\Delta cDNA$) рівнях для «позитивної» та «негативної» груп (рис. 5).

У випадку, коли порівняння трьох комбінацій параметрів, що відповідають різницям у проективному покритті, біометрії та цитоморфометрії між популяціями, дозволило виділити пари популяцій в «позитивну» або «негативну» групи по всіх трьох комбінаціях параметрів, популяції було з'єднано трьома лінками на схемах, представлених на рис. 5а та 5б. До таких пар популяцій у «позитивній» групі належать 11Str–17Flg, 11Str–29Fer, 17Flg–31Puh, 11Str–31Puh (рис. 5а), у «негативній» групі 30Itl–29Fer, 27Mlt–29Fer (рис. 5б).

Аналогічну процедуру було проведено для випадків, коли порівняння трьох комбінацій параметрів дозволило виділити пари популяцій у «позитивну» або «негативну» групу по

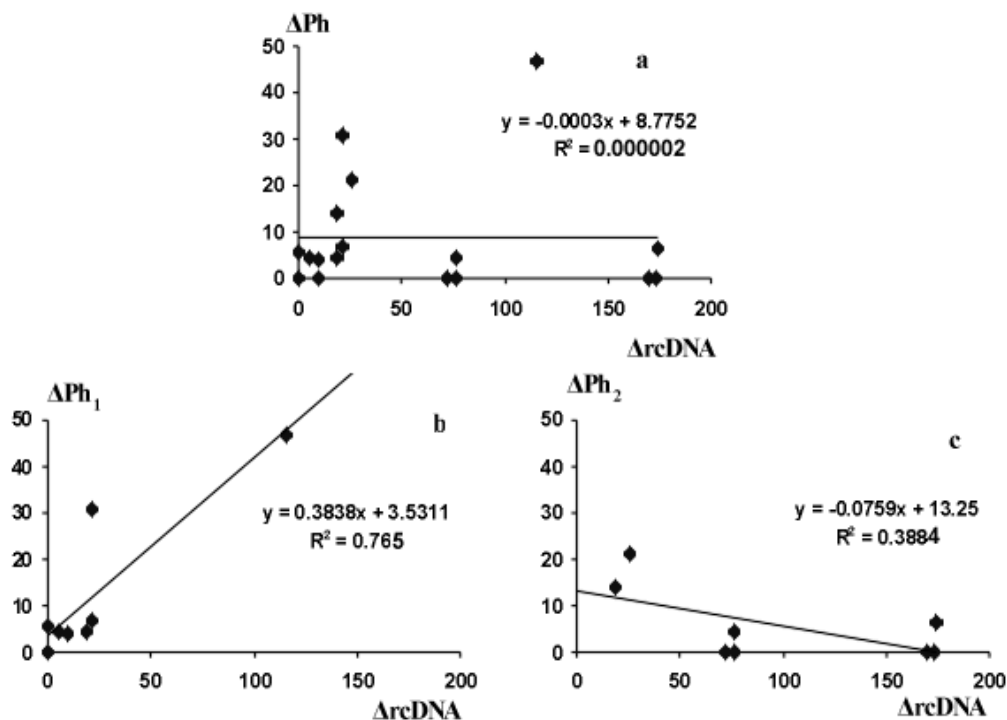


Рис. 4. Залежність різниці між розподілами рослин *D. antarctica* за біометричними характеристиками (ΔPh) (1 – висота генеративного пагона, 2 – довжина листка, 3 – довжина суцвіття, 4 – довжина квітки, 5 – кількість квіток у суцвітті) від різниці між розподілами клітин у листках за відносним вмістом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

двох та по одній комбінаціях параметрів. У цих випадках популяції було з'єднано двома та одним лінком відповідно до схем, представлених на рис. 5а та 5б.

До пар популяцій, з'єднаних двома лінками, у «позитивній» групі відносяться 27Mlt–30Itl для пар комбінацій показників різниці у проективному покритті та біометрії, різниці у проективному покритті та цитоморфометрії, 30Itl–31Puh, 27 Mlt–31Puh для пар комбінацій показників різниці у проективному покритті та біометрії, різниці у біометрії та цитоморфометрії (рис. 5а), у «негативній» групі 30Itl–29Fer, 27Mlt–29Fer для пар комбінацій показників різниці у проективному покритті та біометрії (рис. 5б).

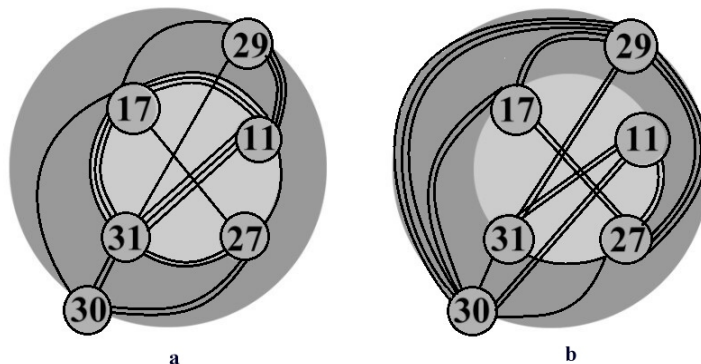


Рис. 5. Схема доповнення за відстанями пар популяцій між «позитивною» (а) та «негативною» (б) для *D. antarctica* в районі Адміральської бухти (о. Короля Георга, Прибережна Антарктика).

До пар популяцій, з'єднаних однією лінією, у «позитивній» групі відносяться 17Flg–29Fer для пар комбінацій показників різниці у проективному покритті та біометрії; 31Puh–29Fer, 17Flg–30Itl, 11Str–30Itl різниці у проективному покритті та цитоморфометрії; 17Flg–27 Mlt, 11Str–27 Mlt різниці у біометрії та цитоморфометрії (рис. 5a); у «негативній» групі 30Itl–31Puh, 27 Mlt–31Puh для різниці у проективному покритті та цитоморфометрії; 27Mlt–30Itl для різниці в біометрії та цитоморфометрії (рис. 5b).

При порівнянні трьох пар комбінацій для всіх показників, представлених окремо для «позитивної» та «негативної» груп на рис. 5, виявилось, що в більшості випадків сума «позитивної» та «негативної» комбінацій для кожної пари популяцій є сталою. Це означає, наприклад, що пара популяцій 29Fer–30Itl у «позитивній» групі не має жодного лінку, який відповідає кореляційним відносинам, а в «негативній» має три зв'язуючих лінії. У той же час ми маємо протилежний варіант. Наприклад, у випадку трьох лінків у парі популяцій 17Flg–31Puh в «позитивній» групі ми не маємо жодного зв'язку в «негативній» групі.

Одночасно з вищеописаними існують набори проміжних варіантів. Деякі пари, наприклад, 11Str–27Mlt, мають один лінк у «позитивній» та два лінки в «негативній» групі. Інші мають протилежний варіант, наприклад, пара 27Mlt–30Itl, яка має два лінки в «позитивній» та один лінк у «негативній» групі. Таке порівняння демонструє, що більшість пар популяцій мають три комбінації значень різниць параметрів у всіх показниках пристосовуваності, представлених як сума комбінацій у «позитивній» та «негативній» групах (рис. 5).

Загалом кількість лінків між кожними двома популяціями в «позитивній» групі популяцій доповнює кількість лінків у «негативній» групі. Це свідчить про те, що комплексна адаптованість кожної популяції реалізується за рахунок координації використання різних комбінацій її шляхів. Тобто існують різні варіанти комбінацій одночасної реакції оцінених показників пристосовуваності на однакові умови мікрооточення. Вони можуть синхронно зростати/зменшуватись, або за умови зростання одних показників, інші - зменшуються. Наочною демонстрацією цього може бути взаємовідношення між показниками проективного покриття та біометрії особин, яке ми спостерігали в різних частинах досліджуваної оази Пойнт-Томаса. Значне проективне покриття в силу відкритості популяції до вітру могло супроводжуватись низькою біометрією, в той же час розташовані поміж камінням особини щучника не могли формувати значного покриття, тим не менше в захищених умовах вони розвивали більші пагони та листки.

Таким чином, ми спостерігали координацію та комплементарність пристосовуваності за трьома обраними індексами, позначеними лініями на рис. 5. Природу такої координації та комплементарності можна пояснити наступним чином. Згідно з сучасною епігенетичною концепцією, інформація про ці модифікації фіксувалася в кожній індивідуальній динамічній

спадковий пам'яті; один з наборів комбінацій цієї пам'яті реалізувався за умов оточення, що призводили до стресу (Чураев, 2006; 2006b). Отже, координація різних шляхів адаптації могла бути реалізована через епігенетичні саморегульовані мережі. Ймовірно, відповідь рослини на стрес внаслідок зміни в оточуючому середовищі виглядала як координація популяційних змінних на клітинному, організмовому та популяційному рівнях. Згідно з цією концепцією досліджені показники – цитофотометричні, біометричні параметри та проективне покриття – слід сприймати як показники, здатні відбивати пристосовуваність до поточних умов. Однак кожне застосування цих параметрів має власну специфіку, якою слід керуватися під час аналізу даних.

Було знайдено тільки один виняток з комплементарності за кількістю лінків, який ми спостерігали в результатах, представлених на рис. 5. Це пара популяцій 11Str–31Puh. Ми проаналізували найбільш складний випадок відмінностей між популяціями 11Str та 31Puh. Відмінність у значеннях проективного покриття була 20% (S=5% у 11Str, S=25% у 31Puh). Було виявлено, що один з біометричних показників – довжина квітконосного пагону – та цитоморфометричний показник знаходились у «позитивній» групі для цього значення різниці у проективному покритті. А також що інший біометричний показник – довжина листка – знаходився в «негативній» групі для цього значення різниці у проективному покритті. Таким чином, різні біометричні показники було виявлено як у «позитивній», так і в «негативній» групах для відповідного значення різниці у проективному покритті. Отже, координацію процесів, що визначаються вимірними показниками, не було порушено.

Цей факт може пояснюватись тим, що в певних умовах генеративні та вегетативні органи реагують на зміни довкілля по-різному. Адже явище певної асиметрії розвитку квітконосних пагонів та листків у контрастних екологічних умовах спостерігалось нами в умовах Прибережної Антарктики, а також описано в літературі (Gielwanowska, 2005).

Така індивідуальна картина порівняльної пристосовуваності різних досліджених популяцій може бути пов'язана з мозаїчною гетерогенністю локальних екологічних умов у випадку всіх досліджених популяцій.

Дійсно, конкретні умови проживання, а отже й пристосовуваність тієї чи іншої популяції, залежать перш за все від важкої чи навіть неможливої для прямого вимірювання латентної характеристики – конкретної специфіки мікросередовища тієї чи іншої популяції. В умовах Прибережної Антарктики ця «специфіка мікросередовища» формується перш за все залежно від умов мікроклімату: вологості, експонованості до сонця чи засоленості, а також у відповідності до загальних екологічних умов, що формуються в напрямку від краю океану до краю льодовика (Rakusa-Suszczewski et al., 1993; Kozerecka et al., 2010). Можливість випадкового надходження органіки від тварин з будь-якої з базових екологічних зон також суттєво впливає на формування конкретних умов мікросередовища, породжуючи додатковий інтразональний градієнт від осередків тваринної нітрифікації до їх периферії (Krywult et al., 2013; Parnikoza et al., 2010).

При комплексній оцінці пристосовуваності на основі кількох параметрів зведений латентний показник пристосовуваності для кожної з аналізованих популяцій може бути виражений в балах, як це описано в розділі **2.6. Статистичний аналіз**. Для цього кожному лінку на рис. 5 було надане значення +1 у «позитивній» групі та значення –1 у «негативній» групі. Нормалізовану результуючу кількість балів по обох групах для кожної популяції наведено на діаграмі (рис. 6).

На підставі аналізу зведеного латентного показника пристосовуваності можна охарактеризувати досліджені популяції таким чином. Популяції 31Puh, 11Str і 17Flg (позначені на діаграмі 31, 11 і 17) характеризуються позитивними значеннями зведеного латентного показника пристосованості (0.29, 0.2, 0.25 бала відповідно). Це означає, що для цих популяцій одночасно всі показники, що лягли в основу зведеного латентного показника пристосовуваності, мають тенденцію до зростання. Популяції 29Fer, 30Itl і 27Mlt (позначені на діаграмі 29, 30 і 27) характеризуються негативними значеннями зведеного латентного

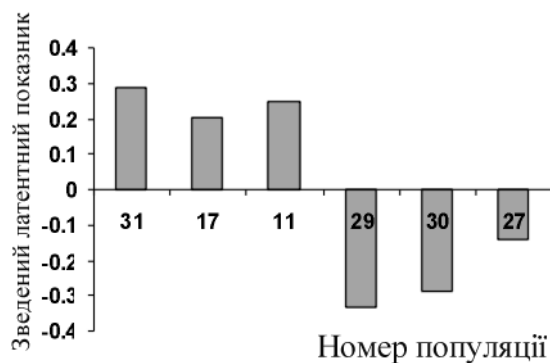


Рис. 6. Діаграма залежності зведеного латентного показника пристосовуваності від мікрооточення популяцій.

Як показує аналіз, синхронна реакція усіх показників пристосовуваності – порівняно рідкісне явище. Найвищим ступенем такої синхронності характеризується популяція 31Puh. Розташована в центральній частині оази, яка, за нашими дослідженнями, є найбільш сприятливою для розвитку формації антарктичної трав'янистої тундри, вона має площу для розвитку проєктивного покриття та одночасного підвищення інших індексів, не обмежену скелястими виходами. Подібну тенденцію виявляють популяції з нижчими позитивними балами – 11Str та 17Flg. Що стосується усіх популяцій з негативними балами, то вони є наочною ілюстрацією складної взаємодії між різними показниками пристосовуваності відповідно до мікроумов. Подібну адаптацію до мозаїчних мікроумов можна ілюструвати таким спостереженням: при обмеженні придатної для розвитку площі внаслідок наявності скельних виходів рослини в популяції одночасно можуть підвищувати пристосовуваність за рахунок підвищення нарощення вегетативної маси (індекс біометрії) та функціональної активності тканин (індекс вмісту ДНК в ядрі). В той же час в умовах вітряних відритих місць неможливість розвинути велику вегетативну масу може також компенсуватися більшим проєктивним покриттям чи функціональною активністю клітин листків. Зміни цих параметрів як відповідь на мікроумови були показані нами раніше (Kozeretska et al., 2010, Parnikoza et al., 2011b). Таким чином, негативні значення зведеного латентного показника пристосовуваності напевне свідчать про наявність механізму компенсаторного ефекту залежно від мікроумов.

На основі виконаного аналізу можна висловити побажання до подальшого застосування обраних індексів пристосовуваності. Проєктивне покриття здавалося одним з найкращих параметрів для оцінки успішності популяцій. Але ним треба користуватися обережно через те, що цей термін має проміжне значення між термінами «фітнес» та «успішність популяції». Відомо, що заселення території є результатом успішного як генеративного, так і вегетативного розростання існуючих особин. Проте в деяких випадках (ймовірно і в прикладі, що розглядається) популяції, які окупують ділянки кам'янистого рельєфу, досягають незначного покриття. В той же час такі популяції з лімітованими едафічними умовами покриття можуть мати більші біометричні показники. Останній варіант може, зокрема, бути наслідком локального прихистку від вітру, який створюють компоненти того самого каменистого субстрату. Залежні від біомаси біометричні виміри розглядаються як один з ключових параметрів популяційної оптимальності через забезпечення певного ефекту в міжпопуляційній взаємодії особин. Рослини з більшою біомасою мають кращі вихідні позиції для продукції насіння та вегетативного розмноження (Uchamanski, 2003). Зростання біомаси генеративних та вегетативних частин рослин може свідчити про сприятливий вплив регіонального потепління (Convey, 1996b; 2006; Day et al., 2008).

Локальне зростання біомаси в деяких популяціях, незважаючи на незначну площу покриття, може супроводжуватись утворенням значної кількості зрілого насіння, що створює більш перспективи для розселення.

Що стосується показника відносного вмісту ДНК, то він добре гармоніював з іншими індексами в аналізованій схемі пристосовуваності.

Загалом, ми маємо гарну практичну ілюстрацію того, що оптимальність умов для популяції не може бути встановлена на основі одного досліджуваного популяційного параметру, натомість потрібно вивчати їх комплекс.

Необхідно зазначити, що антарктичне довкілля загалом, і район Адміральської бухти зокрема, характеризуються досить мінливою кліматичною ситуацією (Rakusa-Suszczewski et al., 1993). Щорічні чи більш тривалі кліматичні флуктуації можуть впливати на всі вимірювані індекси. Реагувати на них може перш за все проективне покриття щучника. Наприклад, у кількох сприятливих сезонах проективне покриття може збільшитися внаслідок успішного генеративного або вегетативного розмноження, але може й швидко зменшитися після несприятливого сезону (внаслідок заморозків чи інших природних причин). Певну динаміку покриття *D. antarctica* розкривають дослідження, що аналізують зміни в розподілі та кількості особин (Fowbert and Smith, 1994; Parnikoza et al., 2009) чи щільності популяції (Vera, 2011) цього виду. Обидва вищезазначені показники пов'язані з проективним покриттям виду. Аналіз розподілу популяції *D. antarctica* та їх чисельності на о. Галіндез вказує на реакцію популяційно-демографічних показників у відповідь на кліматичні зміни (Fowbert and Smith, 1994, Parnikoza et al., 2009). Окрім того, деякі популяції згідно з нашими дослідженнями можуть в окремі сезони дещо розріджуватися птахами, які активно збирають гніздовий матеріал (Парнікоза і др., 2014). Варіювання біометричних параметрів та відносного вмісту ДНК щучника в динаміці місячного моделювання впливу природних факторів антарктичного довкілля продемонстровано нами для оази Пойнт-Томаса (Kozeretska et al., 2010). Таким чином, наявності даних тільки одного сезону недостатньо для надійної оцінки комплексної пристосовуваності досліджуваних популяцій. Зважаючи на це, значення зведеного латентного показника пристосовуваності варто досліджувати на основі даних щорічного моніторингу.

4. Висновки

1. Для шести популяцій *Deschampsia antarctica*, що зростають у районі Адміральської бухти (о. Короля Георга, Південні Шетландські острови), за індивідуальним проективним покриттям, деякими біометричними параметрами та відносним вмістом ДНК в ядрах клітин паренхіми листків розраховано значення зведеного латентного показника пристосовуваності, які відбивають комплексну пристосовуваність даних популяцій до умов мікрооточення.

2. Значення зведеного латентного показника пристосовуваності виражено в балах. Популяції з найвищим балом характеризувалися найвищим ступенем синхронізованості досліджених показників пристосовуваності.

3. Синхронна реакція усіх показників пристосовуваності – порівняно рідкісне явище. Найвищим ступенем такої синхронності характеризується популяція 31Puh. Вона розташована в центральній частині оази, яка, за нашими дослідженнями, є найкращою для розвитку *D. antarctica*. Подібну тенденцію виявляють популяції з нижчими позитивними балами – 11Str і 17Flg. Що стосується усіх популяцій з негативними балами, то вони є наочною ілюстрацією складної взаємодії між різними показниками пристосовуваності у відповідності до мікроумов.

4. Поточні значення зведеного латентного показника пристосовуваності залежать від мікроумов конкретного сезону і можуть змінюватися з року в рік. Зважаючи на це, значення зведеного латентного показника пристосовуваності варто досліджувати на основі даних щорічного моніторингу.

Подяки. Ми висловлюємо подяку Національному антарктичному науковому центру Міністерства освіти і науки України за підтримку цього дослідження. Це дослідження виконане в рамках співпраці поміж Національним антарктичним науковим центром 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., а також спільного проекту поміж НАН України і Польською академією наук: «Екологічні та генетичні основи адаптації рослин до екстремальних умов довкілля» (2012–14).

Список літератури

- 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.
- 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.
- Мірjuta Н.Ю., Кунах В.А.** Динаміка клітинних систем *in vitro*. 2. Організація у часі і стійкість як системи культури тканин раувольфії змінної на пасажному рівні // Біотехнологія. – 2011. – Т. 4, № 6. – С. 16–29.
- Мусієнко М.М., Серебряков В.В., Брайон О.В.** Екологія: Тлумачний словник. – К.: Либідь, 2004. – 376 с.
- Парнікоза І., Ожередова І., Мірjuta Н., Козерецька І., Смикла Дж., Кунах В.** Порівняльний аналіз показників популяційної успішності *Deschampsia antarctica* Desv. в районі Адміральської бухти (о. Короля Георга. Прибережна Антарктика) // Український антарктичний журнал. – №12. – 2013 – С. 186–198.
- Парнікоза И.Ю., Абакумов Е.В., Дикий И.В., Пилипенко Д.В., Швидун П.П., Козерецкая И.А., Кунах В.А.** Влияние птиц на пространственное распределение *Deschampsia antarctica* Desv. острова Галиндез (Аргентинские острова, Прибрежная Антарктика) // Русский орнитологический журнал. – Том 23, Экспресс-выпуск 1056. – 2014 – С. 3095–3107.
- Поллард Дж.** Справочник по вычислительным методам статистики. – Москва: Финансы и статистика. – 1982. – 344 с.
- 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.
- Barcikowski A., Czaplewska J., Gielwanowska I., Loro P., Smykla J., Zarzycki K.** *Deschampsia antarctica* (Poaceae) – the only native grass from Antarctica. In: Frey L (ed.). Studies on Grasses in Poland. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków, 2001. – P. 367–377.
- Barcikowski A., Czaplewska J., Loro P., Łyszkiewicz A., Smykla J., Wojciechowska A.** Ecological variability of *Deschampsia antarctica* in the area of Admiralty Bay (King George Island, maritime Antarctic). W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków, 2003. – P. 393–407.
- Beyer L., Bölter M.** Geocology of Antarctic Icefree Coastal Landscapes. Ecological Studies 2002. – 156. Springer, Berlin. – 429 p.
- Bölter M., Kappen L., Meyer M.** The influence of microclimatic conditions on potential photosynthesis of *Usnea sphacelata*: A model. // Ecological Research. – 1989. – 3. – P. 297–307.
- Causton D.R., Venus J.C.** The Biometry of Plant Growth. Edward Arnold, 1981. London. – 307 p.
- Conrad M.** Adaptability, the Significance of Variability from Molecule to Ecosystem. Plenum Press, 1983, New York. – 383 p.

- Convey P.** Reproduction of Antarctic vascular plants // Antarctic Science – 1996a. – V. 8, № 2. – P. 127–134.
- Convey P.** The influence of environmental characteristics on life history attributes of Antarctic terrestrial biota. Biol. Rev. – 1996b. – 71. – P. 191–225.
- Convey P.** Maritime Antarctic climate Change: Signals from terrestrial biology // Antarctic Research Series. – 2003. – V. 79. – P. 145–158.
- Convey, P.** Antarctic terrestrial biodiversity in a changing world. Polar Biology. – 34. – 2011. – P. 1629–1641.
- 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.
- Dietz H., Steinlein T.** Determination of plant species cover by means of image analysis. Journal of Vegetation Science. – 1996. – 7. – P. 131–136. doi: 10.2307/3236426
- Edwards J.A.** Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: V. Distribution, ecology and vegetative performance on Signy Island. // Br. Antarct. Surv. Bull. – 1972. – 28. – P. 11–28.
- Finnigan J.J.** The Turbulent Wind in Plant and Forest Canopies. In: Johnson E.A., Miyanishi K. (eds) Plant Disturbance Ecology, The Process and the Response, Burlington, California, London, 2007. – P. 15–58.
- Floyd D.A., Anderson J.E.** A Comparison of three methods for estimating plant source. // Journal of Ecology. – 1987. – 75. – P. 221–228.
- 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.
- Jong Jong TJD, Klinkhamer PGL.** Plant size and reproductive success through female and male function. // Journal of Ecology. – 1994. – 82. – P. 399–402.
- Kejna M.** Air temperature on King George Island, South Shetland Islands, Antarctica. // Pol Polar Res. – 1999. – 20. – P. 183–201.
- Kennedy K.A., Addison P.A.** Some considerations for the use of visual estimates of plant cover in biomonitoring // Journal of Ecology. – 1987. – 75. – P. 151–157.
- Kiernon J.A.** Histological and Histochemical Methods. Theory and Practice. Pergamon Press, New York-London 1990. – 364 p.
- Kozeretska I.A., Parnikoza I.Yu., Mustafa O., Tyschenko O.V., Korsun S.G., Convey P.** Development of Antarctic herb tundra vegetation near Arctowski station, King George Island // Polar Science. – 2010. – 3. – P. 254–261.
- Krywult M., Smykla J., Wincenciak A.** The presence of nitrates and the impact of ultraviolet radiation as factors that determine nitrate reductase activity and nitrogen concentrations in *Deschampsia antarctica* Desv. around penguin rookeries on King George Island, Maritime Antarctic. Water Air and Soil Pollution. – 2013. – 224. – 1563.
- Krzewicka B., Smykla J.** The lichen genus *Umbilicaria* from the neighbourhood of Admiralty Bay (King George Island, Maritime Antarctic), with a proposed new key to all Antarctic taxa. // Polar Biology. – 2004. – 28. – P. 15–25.
- Levin D.A.** The Role of Chromosome Changes in Plant Evolution. Oxford University Press, Oxford. 2002. – 229 p.
- Maarel E.** Vegetation ecology – an overview. In: Maarel E (ed) Vegetation Ecology, Wiley, Malden, USA, 2005. – P. 1–51.
- Mosyakin S.L., Bezusko L.G., Mosyakin A.S.** Origins of native vascular plants of Antarctica: comments from historical phytogeography viewpoint. // Cytology and Genetics. – 2007. – 41. – P. 54–63.
- Myers W.L., Shelton R.L.** Survey Methods for Ecosystem Management. Wiley, New York – 1980. – 403 p.
- Ochyra R.** The Moss Flora of King George Island, Antarctica. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Cracow. – 1998. – P. 198.

- Parnikoza I., Maidanuk D.N., Kozeretska I.A.** Are *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. migratory relicts? *Cytology and Genetics*. – 2007a. – 41 – P. 36–40.
- 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*. – 2007b. – V. 1. – P. 121–127.
- Parnikoza I.Yu., Miriuta 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., 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., Kozeretska I., Kunakh V.** Vascular plants of the maritime Antarctic: origin and adaptation. // *American Journal of Plant Sciences*. – 2011a – 2. – P. 381–395.
- 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*. – 2011b – V. 45, №3. – P. 170–176.
- Röttgermann M., Steinlein T., Beyschlag W., Dietz H.** Linear relationships between aboveground biomass and plant cover in low open herbaceous vegetation. *Journal of Vegetation Science*. – 2000. – 11. – P. 145–148. doi: 10.2307/3236786
- Royles J., Amesbury M.J., Convey P., Griffiths H., Hodgson D.A., Leng, M.J. and Charman D.J.** Plants and soil microbes respond to recent warming on the Antarctic Peninsula. // *Current Biology*. – 2013. – 23. – P. 1702–1706.
- Smith R.I.L.** Vascular plants as indicators of regional warming in Antarctica. // *Oecologia*. – 1994. 99. – P. 322–328.
- Smith R.I.L.** The enigma of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* in Antarctica. In: Huiskes AHL, Gieskes WWC, Rozema J. et al. (eds) *Antarctic Biology in a Global Context* Backhuys, Leiden, 2003. – P. 234–239.
- Tchuraev R.N.** Genetal 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, 2006a. – P. 367–377.
- The Maritime Antarctic Coastal Ecosystem of Admiralty Bay.** Rakusa-Suszczewski S. (ed.) Warsaw: Department Antarctic Biological Polar Academical Sciences. – 1993. – 216 p.
- Tømmervik H., Wielgolaski F.E., Neuvonen S., Solberg B., Høgda K.A.** Biomass and production on a landscape level in the mountain birch forest. In Wielgolaski F.E. (ed): *Plant Ecology, Herbivory and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests*. Series: Ecological Studies Vol. 180, Analysis and Synthesis, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 2005. – P. 53–70.
- Turner J., Barrand, N.E., Bracegirdle T.J., Convey P., Hodgson D.A., Jarvis M., Jenkins M., Marshall G., Meredith M.P., Roscoe H., Shanklin J., French J., Goosse H., Guglielmin M., Gutt J., Jacobs S., Kennicutt M.C., Masson-Delmotte V., Mayewski P., Navarro F., Robinson S., Scambos T., Sparrow M., Summerhayes C.P., Speer K. and Klepikov A.** Antarctic climate change and the environment: an update. // *Polar Record*. – 2013. – doi.org/10.1017/S0032247413000296
- 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.
- Uchamanski J.** Ecology of individuals. In Ambasht R.S., Ambasht N.K. (eds): *Modern Trends in Applied Terrestrial Ecology*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2003. – P. 247–274.
- 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.
- Weiner J., Thomas S.C.** Size variability and competition in plant monocultures // *Oikos*. – 1986. – 47. – P. 211–222.
- Zwolska I., Rakusa-Suszczewski S.** Temperature as an environmental factor in the Arctowski station area (King George Island, South Shetland Islands) // *Global Change*. – 2002. – 9. – P. 51–65.