

УДК 575.17 (582.542.11)

**ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ЗВЕДЕНОГО ЛАТЕНТНОГО ПОКАЗНИКА  
ПРИСТОСОВУВАНОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ *DESCHAMPSIA ANTARCTICA* DESV.  
О. ГАЛІНДЕЗ (АРГЕНТИНСЬКІ ОСТРОВИ, МОРСЬКА АНТАРКТИКА)  
ПРОТЯГОМ ТРЬОХ СЕЗОНІВ**

**Н. Мірюта<sup>1</sup>, І. Парнікоза<sup>1</sup>, П. Швидун<sup>2</sup>, Г. Мірюта<sup>1</sup>, О. Пороннік<sup>1</sup>, І. Козерецька<sup>2</sup>, В. Кунах<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Інститут Молекулярної біології і генетики НАН України, вул. Заболотного, 150, Київ, 03680, Україна, Parnikoza@gmail.com

<sup>2</sup> Київський університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64, Київ, 01601, Україна

**Реферат.** На матеріалі трьох південних астральних сезонів вивчена динаміка комплексної адаптивності шести популяцій *Deschampsia antarctica* Desv. о. Галіндез, Аргентинські острови. Показана індивідуальність розрахованого комплексного латентного показника адаптивності не тільки залежно від мікроумов зростання, а і від погодних умов сезону досліджень. З досліджуваних популяцій за характером тренду динаміки комплексної адаптивності були сформовані групи, в яких значення показника монотонно зростає або спадає, або проходить через максимум. Подальше поповнення ряду динаміки комплексної адаптивності дасть змогу проводити порівняння з динамікою відповідних кліматичних показників.

**Динамика сводного латентного показателя приспособленности популяций *Deschampsia antarctica* Desv. о. Галиндез (Аргентинские острова, Морская Антарктика) в течение трех сезонов.**

Н. Мирюта, И. Парникоза, П. Швыдун, А. Мирюта, О. Поронник, И. Козерецкая, В. Кунах

**Реферат.** На материале трех южных астральных сезонов изучена динамика комплексной адаптивности шести популяций *Deschampsia antarctica* Desv. о. Галиндез, Аргентинские острова. Показана индивидуальность рассчитанного комплексного латентного показателя адаптивности не только в зависимости от микроусловий произрастания, но и от погодных условий сезона исследований. Из исследуемых популяций по характеру тренда динамики комплексной адаптивности были сформированы группы, в которых значение показателя монотонно растет или падает, или же проходит через максимум. Дальнейшее пополнение ряда динамики комплексной адаптивности позволит производить сравнение с динамикой соответствующих климатических показателей.

**Dynamic of adaptability united latent quality indicator of *Deschampsia antarctica* population from Galindez island (Argentine Islands, maritime Antarctic) during three seasons**

N. Miryuta, I. Parnikoza, P. Shvydun, A. Myryuta, O. Poronnik, I. Kozeretcka, V. Kunakh

**Abstract.** Complex adaptability dynamics in the six populations of *Deschampsia antarctica* Desv. (Galindez Island, Argentine Islands, maritime Antarctic) has been investigated during three south astral seasons. The adaptability united latent quality indicator has been shown to be depended as from growing microcondition as from yearly weathering condition. The nature of adaptability united latent quality indicator dynamic trend allowed to group investigated populations by form of trend to three groups: monotonic growth, or monotonic recession, or passage through maximum. Next row addition of united latent quality indicator of adaptability dynamics would allow to compare it with corresponding climatic indicator dynamics.

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

## 1. Вступ

В екології пристосовуваність може бути описана як можливість реагувати на неочікувані зміни в навколишньому середовищі (Congrad, 1983; Мусієнко та ін., 2004). Особливе зацікавлення викликає вивчення пристосовуваності рослин, які зростають в екстремальних умовах довкілля, таких як Антарктика, і змушені адаптуватися як до локальної мозаїки мікрокліматів, так і до глобальних екологічних змін. Разом з тим виникають практичні проблеми з методологією вивчення такої пристосовуваності. Відомо, що угруповання домінуючого виду судинних рослин Антарктики — *Deschampsia antarctica* Desv., як і інші складові тутешньої рослинності залежать від віддаленості від моря та ландшафтних умов, які формують у межах однієї вільної від льоду території набір ділянок з різним мікрокліматом (Kozerecka et al., 2010). Мікрокліматичні ділянки виникають також на невеликих ділянках одного і того ж біотопу (Bölter et al., 1989).

Зважаючи на те, що вимірювання конкретних показників мікроклімату в різних точках є не простою задачею, може здійснюватися порівняльний аналіз популяцій з різною експозицією, висотою тощо. У наших попередніх дослідженнях ми показали необхідність застосування низки показників для оцінки комплексної пристосовуваності *Deschampsia antarctica* — показника проєктивного покриття як показника зайнятої території, та біометричних параметрів дорослих індивідів (Causton, Venus, 1981; Dietz, Steinlein, 1996; Мірюта та ін., 2014; Parnikozka et al., 2015). У зв'язку з важливістю продукції життєздатного насіння в умовах флуктуацій мікрооточення (Convey, 1996), в число вимірюваних показників можна також включити характеристику накопичення запасних та захисних білків насіння. Така продукція в популяції, що зростають у різних мікрокліматичних умовах, може варіювати, особливо зважаючи на те, що захисні білки можуть сприяти синтезу флавоноїдів та фенолів, які грають велику роль в процесі адаптації рослин до низьких температур, посухи, високої засоленості та надмірної кількості ультрафіолету (Van Loon, 2009; Шальго и др., 2012).

Звичайно різні індекси популяційної пристосовуваності в екологічних дослідженнях застосовуються незалежно (Convey, 1996a,b; Day et al., 2008). Однак комплексна пристосовуваність популяції може супроводжуватися збільшенням за одним індексом, яке не обов'язково буде супроводжуватись збільшенням за іншими індексами. Тому інтерпретація результатів досліджень, заснованих на окремому індексі пристосовуваності 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 за зведеним латентним показником (Мірюта та ін., 2014; Parnikozka et al., 2015). Цей показник не є величиною постійною, він змінюється із зміною умов в даному сезоні, коли організм використовує епігени різної складності, які зберігаються у динамічній спадковій пам'яті (Чураев, 2006; Мірюта, Кунах, 2012).

Додаткові складності перед антарктичними судинними рослинами виникають внаслідок кліматичних змін в регіоні (Convey, 2003; Turner et al., 2005; Turner et al., 2013; Royles et al., 2013). Їх природа та вплив на наземні екосистеми Антарктики залишаються до кінця не з'ясованими. Так, останні дослідження показали варіювання інтенсивності змін клімату в Західній Антарктиці, а також гетерогенність реакції на них різних біологічних індикаторів (Royles et al., 2013). У випадку *D. antarctica* в умовах Аргентинських островів показано, що її популяції можуть збільшуватися дуже швидко (Fowbert and Smith, 1994; Smith, 1994). Водночас у подальших дослідженнях нами такого зростання не виявлено (Parnikozka et al., 2009, неопубліковані дані сезон 2013 — 2014 pp.), що можна пояснити реакцією популяції на низку несприятливих сезонів. Популяційні реакції можуть мати флуктуаційний характер залежно від флуктуацій умов довкілля. Ймовірно саме 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, 1996a). Зважаючи на це, стає очевидною необхідність проведення досліджень комплексної пристосовуваності одних і тих же обраних популяцій *D. antarctica* в динаміці кількох сезонів.

## 2. Матеріали та методи

### 2.1. Район та об'єкт дослідження.

Протягом південних астральних сезонів 2012 — 2013, 2013 — 2014 та 2014 — 2015 pp. було проаналізовано шість (а в окремі сезони — сім або вісім популяцій *D. antarctica* з о. Галіндез, архіпелагу Аргентинських островів, де розташована Українська Антарктична станція «Академік Вернадський»):

- D1 — популяція на берегових скелях біля метеовертушки, S 65°14.686' W 64°15.348';  
 D2 — популяція біля головного приміщення станції, S 65°14.740', W 64°15.409';  
 D3 — популяція на скелях Пінгвін Пойнт, S 65°14.883' W 64°14.389';  
 D4 — популяція на скелях Пінгвін Пойнт, S 65°14.919' W 64°14.332';  
 D5 — популяція на схилах Вузл Хіл, S 65°14.896'; W 64°14.726';  
 D8 — популяція біля будівлі дизельної станції, S 65°14.751' W 64°15.452'  
 D9 — популяція на скальному березі за великим будинком Магнітної станції, S 65°14.732'  
 W 64°14.967';  
 D12 — схили Мартинячої Вежі на Стелла Пойнт, S 65°14.847' W 64°15.172'.

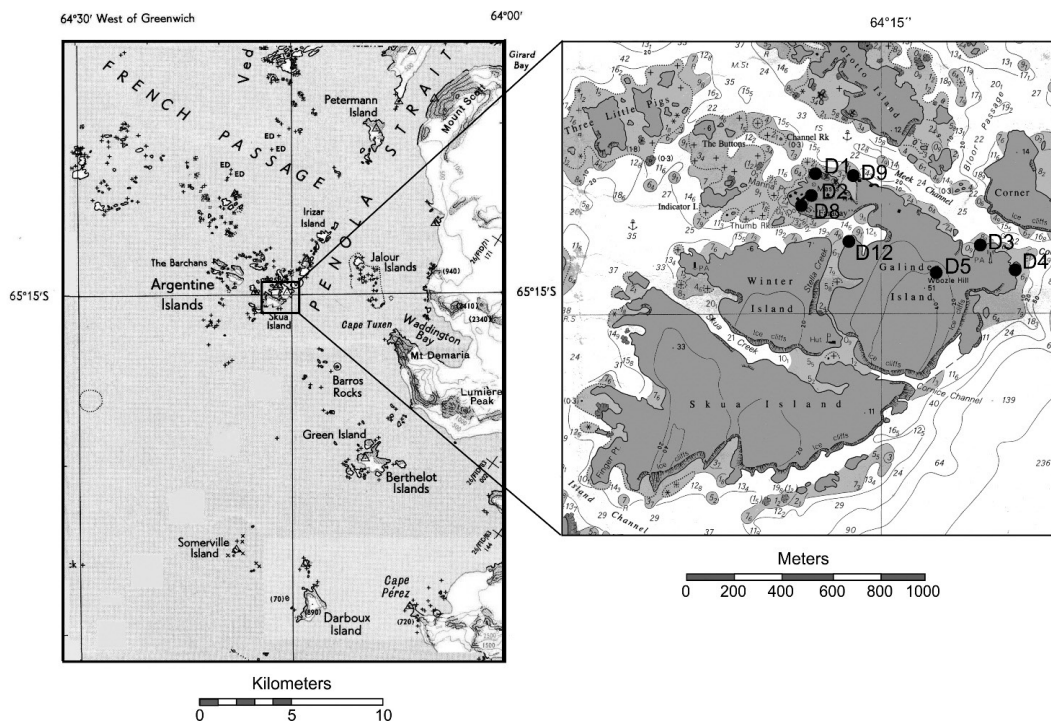


Рис. 1. Мапа розташування досліджених популяцій *D. antarctica* на о. Галіндез, Аргентинські острови, Морська Антарктика

## 2. 2. Методи дослідження

Як показники пристосовуваності вивчали площу проективного покриття та біометричні характеристики (довжина листка, довжина суцвіття, довжина квітки, кількість квіток у суцвітті), згідно з методологією, яка була детально описана раніше (Парнікоза та ін., 2013; Мірюта та ін, 2014; Parnikoza et al., 2015). Необхідно зазначити, що в межах кожної популяції рослини за біометричними показниками можуть бути гетерогенними. Зважаючи на це, з популяції випадковим методом обиралося 3—10 рослин для промірювання біометричних показників. У обраних рослин були проміряні всі листки, наявні суцвіття та квіти. Також вивчали спектри запасних і захисних білків насіння, для чого воно відбиралося з п'яти суцвіть, взятих з кожної популяції. Екстрагування білків проводили за наступною методикою. Наважку 4 мг (приблизно 20 насінин) насіння *D. antarctica* розтирали, заливали 40 мкл екстракційного буферу (гліцерин — 11 мл, 1М розчин Tris-HCl (pH = 6,8) — 8 мл, 10% розчин ДСН — 20 мл, бромфеноловий синій — кілька кристалів, β-меркаптоетанол — 5 мл, вода дистильована — до 100 мл). Далі зразки інтенсивно струшували, залишали закритими на 1,5 години

або на ніч при кімнатній температурі. Перед нанесенням на гель кип'ятили 5 хв. на водяній бані. Для електрофорезу у поліакриламідному гелі (ПААГ) відбирали 15 мкл зразку. Метод дає змогу розділити молекули білка, які відрізняються не більше, ніж на 0,1 % (1 з 1000) (Побежимова и др., 2014; Остерман, 1981). Використовували електродний буфер (рН = 8,3): трис, гліцин, ДСН, вода дистильована. Параметри електрофорезу: у концентруючому гелі — 20 мА; у розділяючому гелі — 30 мА. Гель фарбували за допомогою фарби: кумасі, 96% етанол, крижана оцтова кислота, 60% трихлороцтова кислота. Залишки фарби відмивали теплою водою, поки гель не посвітлішав (1—2 доби). Після відмивки гель фотографували на транслюмінаторі з видимим світлом.

Цифрові фотографії денситометрували. Визначали частки окремих груп білків за розміром (КДа), характерних для насіння злакових, зокрема, пшениці *Triticum aestivum* L., 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 статистичного аналізу було отримання зведеного латентного показника генеративної складової пристосовуваності як відбитку конкретних умов мікросередовища кожної дослідженої популяції на основі порівняння кількох параметрів в динаміці трьох досліджених сезонів. Оцінений в балах зведений латентний показник генеративної складової пристосовуваності для кожної з аналізованих популяцій слугує виміром пристосовуваності популяції до конкретних мікроумов. Найбільша координата 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 вимірюваних індексів (проективного покриття, біоморфометричних та вмісту окремих фракцій білків насіння) певною мірою характеризує ступінь генеративної складової пристосовуваності популяції до певної комбінації мікроумов, що не піддаються безпосередньому вимірюванню, і є латентною характеристикою (Парнікоза та ін., 2013; Мірюта та ін., 2014; Parnikoza et al., 2015).

Для отримання зведеного латентного показника пристосовуваності на першому етапі було застосовано деякі евристичні методи зниження розмірності, зокрема метод екстремального групування характеристик (Айвазян, 1989). В рамках застосованого евристичного підходу оцінку латентного зведеного показника проводили за допомогою попарних порівнянь. Цей метод є досить простим для експертів, які оцінюють значення попарних різниць за низкою обраних показників (Айвазян, 1989).

Для дослідження різниць за кожним з вимірюваних біометричних параметрів 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 параметрами проводився методом критерію медіани. Цей непараметричний тест є варіацією тесту  $\chi^2$ , що дозволяє оцінити внутрішньо-групові відмінності для двох популяцій без оцінки нормальності розподілів популяційних параметрів (Поллард, 1982; Парнікоза та ін., 2013).

Під час обстеження набору популяцій, які 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:  $|\Delta Ph|$  —  $|\Delta Pr|$  (відстань між медіанами розподілів у морфометричних характеристиках — різниця у частках певних груп білків за розмірами (КДа)),  $|\Delta S|$  —  $|\Delta Pr|$  (різниця величин проективного покриття — різниця у частках певних груп білків за розмірами (КДа)) та  $|\Delta S|$  —  $|\Delta Ph|$  (різниця величин проективного покриття — відстань між медіанами розподілів у морфометричних характеристиках). Кожна пара показників мала різну загальну кількість точок на всіх площинах, які підлягали екстремальному групуванню, тому нормування проводили для кожної пари показників окремо.

Цей показник відповідає застосовуваному в таких випадках в статистиці зведеному латентному показнику (ЗЛП, позначимо його  $I$ ), тому що він об'єднує в собі набір експертних оцінок трьох показників (оцінки змін проективного покриття, змін у вмісті для кількох фракцій



протеїнів насіння та кількох біометричних параметрів, а також попарних порівнянь рядів цих показників за допомогою регресійних методів і групування методом екстремального групування) із введенням необхідної поправки. Позначимо ЗЛП для кожної пари показників  $I_1, I_2, I_3$  для  $\Delta Ph$  —  $|\Delta Pr|$ ,  $|\Delta S|$  —  $|\Delta Pr|$  та  $|\Delta S|$  —  $\Delta Ph$  відповідно. Тоді  $I = I_1 + I_2 + I_3$ . Описана вище процедура приводить до підвищення рівня абстрагування і дозволяє точніше і простіше характеризувати стан конкретної популяції залежно від конкретного мікрокліматичного оточення. Тобто дозволяє записати систему рівнянь

$$\begin{aligned} I_1 &= L_1 X_1 + L_2 X_2 + L_3 X_3 \\ I_2 &= L_2 X_1 + L_2 X_2 + L_3 X_3 \\ I_3 &= L_3 X_1 + L_3 X_2 + L_3 X_3 \end{aligned}$$

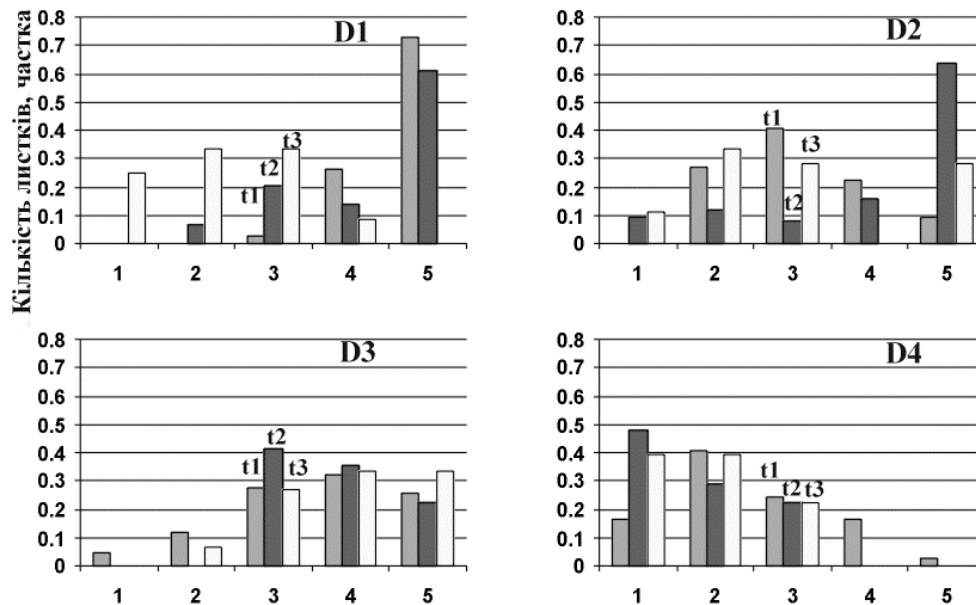
де  $I_i$  — ЗЛП для кожної пари показників,  $X_j$  — кількість балів для кожної пари показників,  $L_{ij}$  — коефіцієнт, який визначається константою нормування для кожної пари показників.

Біологічним сенсом зведеного латентного показника пристосовуваності є комплексна пристосовуваність популяції у відповідь на вплив умов мікрооточення, що за динамічного дослідження дозволяє побудувати загальний тренд адаптації ( $I(t)$ ) до умов довкілля.

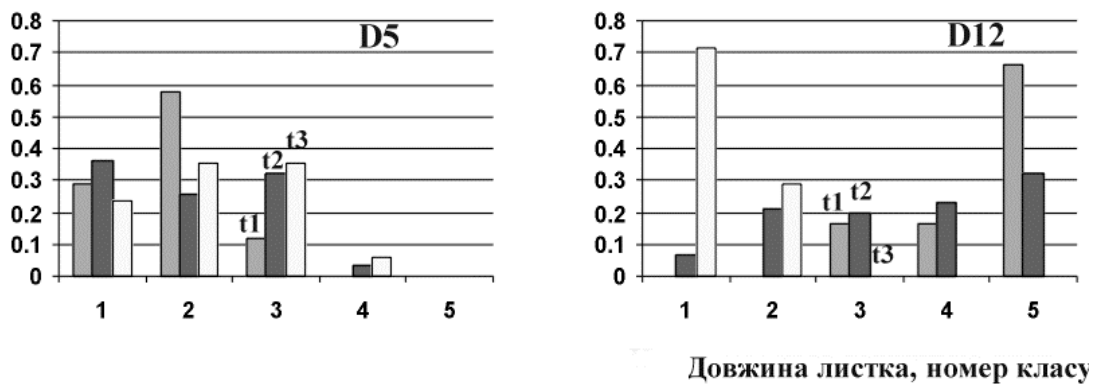
### 3. Результати

На першому етапі нашого дослідження отримано набір експертних оцінок проективного покриття, біоморфометричних характеристик та вмісту окремих фракцій насінневих білків, частина отриманих даних наведена у табл. 1 та на рис. 2(а, б), 3, 4.

У наступному етапі було отримано набір їхніх попарних порівнянь за допомогою визначення абсолютного значення різниць для показника проективного покриття і вмісту окремих фракцій насінневих білків та за допомогою критерію медіани для визначення відстаней між медіанами розподілів кількобіометричних параметрів. Ці результати частково наведено в табл. 2, 3.



а)  
 Рис. 2 (а). Розподіли за ознакою «Довжина листка» популяцій *D. antarctica* о. Галіндез: t1 — у сезоні 2012/2013 рр., t2 — у сезоні 2013—2014 рр., t3 — у сезоні 2014/2015 рр.  
 для популяцій D1, D2, D3, D4. Класи за довжиною листка: 1 — < 2.9; 2 — 3.0 — 3.9;  
 3 ф 4.0 — 4.9; 4 — 5.0 — 5.9; 5 — > 6.0 см.



б) Рис. 2 (б). Розподіли за ознакою «Довжина листка» популяцій *D. antarctica* о. Галіндез: t1 — у сезоні 2012/2013 рр., t2 — у сезоні 2013—2014 рр., t3 — у сезоні 2014/2015 рр. для популяцій D5, D12. Класи за довжиною листка: 1 — < 2.9; 2 — 3.0 — 3.9; 3 ф 4.0 — 4.9; 4 — 5.0 — 5.9; 5 — > 6.0 см.

Як видно з рис. 2, довжина листка є дуже мінливою характеристикою. Це стосується також інших досліджених морфометричних характеристик. Отже, аналізувати зміни модальних класів і кількісні зміни в межах кожного класу між популяціями не раціонально.

Тому після вимірювання в досліджених популяціях проективного покриття та біометричних параметрів було проведено попарне порівняння популяцій за цими параметрами за допомогою критерію медіани (Поллард, 1982), приклад результатів якого наведено у табл. 2.

Для популяцій, в яких було проведено експертне оцінювання проективного покриття та проаналізовано деякі біометричні характеристики (табл. 2), було поставлено електрофорез білків насіння в денатуруючих умовах з метою аналізу фракцій запасних і захисних білків у різних сезонах. Приклад електрофорезу представлено на рис. 3.

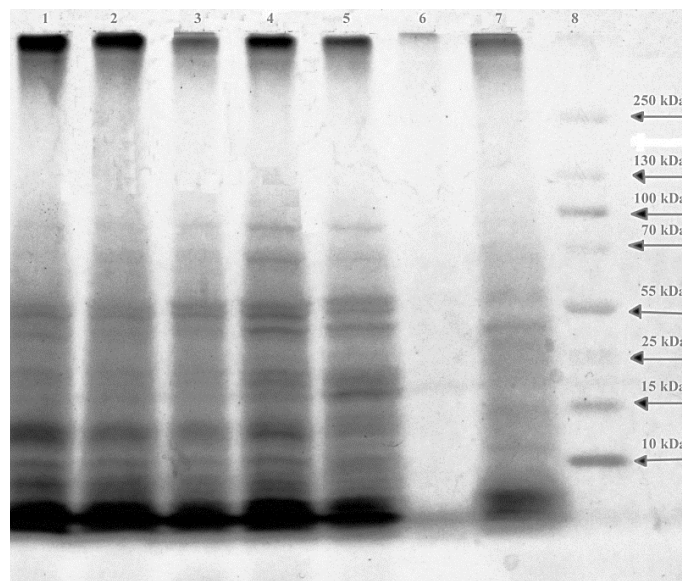


Рис. 3. Електрофореграма запасних та захисних білків насіння *D. antarctica* з популяцій о. Галіндез сезону 2013—2014 рр.: 1 — популяції D1, 2 — D2, 3 — D3, 4 — D4, 5 — D5, 6 — D9, 7 — D12, 8 — маркер Spectra Multicolor Low Range Protein Ladder.

На підставі аналізу електрофореграми, представленої на рис. 3, та електрофореграм запасних та захисних білків у сезонах 2012—2013 та 2014—2015 було отримано дані, представлені на рис. 4. Тут подано середні значення часток груп білків насіння *D. antarctica* за розмірами, характерними для пшениці *Triticum aestivum* (глобуліни — > 150 КДа; глютеніни — 94—145 КДа; S-бідні проламіни — 45—80 КДа; S-багаті проламіни — 20—40 КДа; частина S-багатих проламінів і, ймовірно, білок IRIP — 27—31 КДа; не до кінця сформовані проламіни та низькомолекулярні дегідрини — < 20КДа) для популяцій за три досліджені сезони. Популяції, для яких не було можливості оцінити частки білків в усі досліджені сезони, на рис. 2 (а, б), 4 і подальших рисунках не наведено.

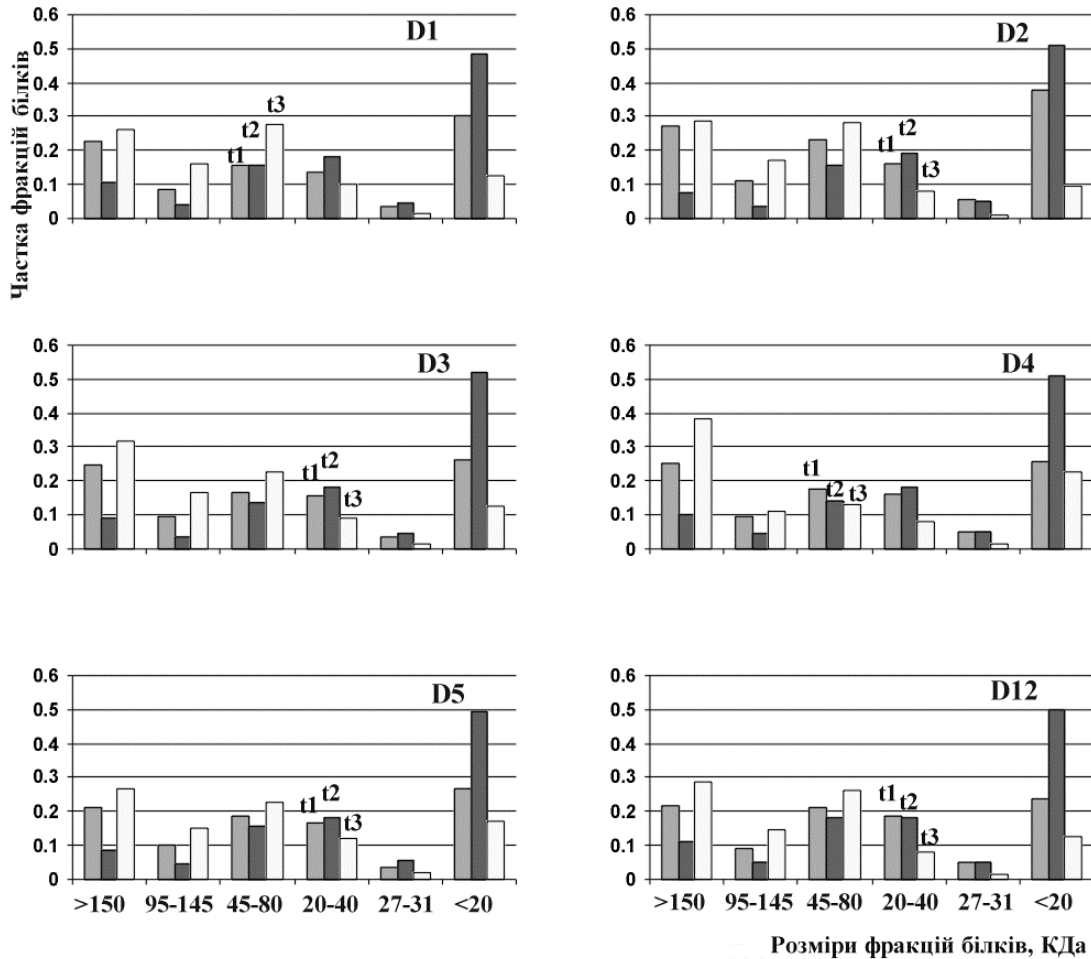


Рис. 4. Середні значення часток різних груп білків насіння зразків *D. antarctica* з популяцій о. Галіндез за розмірами, характерними для пшениці у КДа (глобуліни, > 150; глютеніни, 94—145; S-бідні проламіни 45—80; S-багаті проламіни 20—40; частина S-багатих проламінів і, ймовірно, білок IRIP 27—31; не до кінця сформовані проламіни та низькомолекулярні дегідрини < 20КДа), по конкретних локалітетах за три сезони (t1 — 2012—2013, t2 — 2013—2014 та t3— 2014—2015).

З рис. 4 видно, що у всіх популяціях для кожної фракції білків профілі динаміки частки є подібними, відрізняються тільки її числові значення.

Після визначення часток окремих груп запасних та захисних білків для трьох сезонів, було проведене попарне порівняння популяцій за спектром з шести головних фракцій білків насіння для кожного сезону. Приклад результатів для одного з сезонів наведено у табл. 3.

Таблиця 1

**Характеристика показників популяційної пристосовуваності *D. antarctica*з  
 о. Галіндез за три досліджувані сезони**

Код популяції	Індивідуальне проективне покриття, %, у сезонах			Характеристика популяції за ознакою “довжина листка”, см, у сезонах*		
	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15
D1	1	1	1	35//6.2±0.5/0.22/10-25(4**),1-34(3)	60//5.8±0.5/0.1/4-56(3),16-44(4),24-36(5)	12//3.6±1.1/1.1/7-5(2),11-1(3),12-0(4)
D2	25	30	30	22//4.6±0.9/0.82/20-2(4),15-7(3),6-16(2)	83//5.5±0.9/1.5/16-67(3),22-61(4),34-49(5)	18//4.4±1.5/1.5/8-10(2),13-5(3)
D3	5	5	3	39//5.2±1.1/1.15/28-11(4),16-23(3),5-34(2)	31//5.3±1.1/0.75/0-31(2),0-31(3),13-18(4)	15//5.4±1.0/1.0/5-10(3)
D4	3	5	3	37//3.9±1.1/1.3/36-1(4),30-7(3),21-16(2)	58//3.0±1.1/1.0/28-30(2),45-13(3)	18//3.1±1.0/1.0/14-4(2),18-0(3)
D5	1	1	1	34//3.2±0.8/0.65/34-0(3),30-4(2)	88//3.3±0.8/1.1/33-55(2),56-32(3)	17//3.6±1.1/1.1/10-7(2),16-1(3)
D8	1	-	1	46//3.2±1.0/1.0/3.2±1.0/1.0/46-0(3),35-11(2)	—	4//3.1±0.7/0.7/4-0(2),4-0(4)
D9	60	10	15	43//4.8±1.1/1.2/36-7(4),26-17(3),11-32(2)	71//5.4±1.1/0.9/4-67(3),23-48(4)	—
D12	3	5	10	30//6.0±0.8/0.59/30-0(5),10-20(4),5-25(3)	93//5.0±0.8/1.4/25-68(3),43-50(4)	7//2.4±0.7/0.7/7-0(2),4-0(3)

Примітки. \*Схема, за якою наведено дані у комірках таблиці «Характеристика популяції за довжиною листка»: кількість вимірних об'єктів/середнє значення ± середньоквадратична похибка /середнє зважене значення / дисперсія/ кількість значень у класі меншому та рівному за медіанний клас — кількість значень у класі більшому за медіанний клас сумарної вибірки (номер медіанного класу).

\*\* Розміри за довжиною листка, класи: 1 клас — < 2.9 см; 2 клас — 3—3.9 см; 3 клас — 4—4.9 см; 4 клас — 5—5.9 см; 5 клас > 6 см.

Таблиця 2

**Різниця між медіанами розподілів для різних пар порівнюваних популяцій *D. antarctica*  
 о. Галіндез за довжиною листка, суцвіття та квітки ( $\Delta Ph$ ) та за різницями площ  
 індивідуального проективного покриття ( $\Delta S$ ) у трьох сезонах**

Пари популяцій	Відхилення за індивідуальним проективним покриттям, % ( $\Delta S$ ) у сезонах			Відхилення між розподілами для різних пар за								
				довжиною листка, ( $\Delta Ph$ ) у сезонах			довжиною суцвіття, ( $\Delta Ph$ ) у сезонах			довжиною квітки, ( $\Delta Ph$ ) у сезонах		
	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2012/13	2013/14	2014/15	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
D1 — D2	24	29	29	21.05	0	0	0	16.07	0	24.71	0	
D1 — D3	4	4	4	13.78	4.48	9.4	0	0	0	0	0	
D1 — D4	2	4	4	36.81	62.09	0	6.46	15.1	0	15.03	17.96	
D1 — D5	0	0	0	65.08	58.24	0	20.57	6.92	9.46	4.02	30.04	



Н. Мірюта, І. Парнікоза, П. Швидун, Г. Мирюта, О. Пороннік, І. Козерецька, В. Кунах  
 ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ЗВЕДЕНОГО ЛАТЕНТНОГО ПОКАЗНИКА ПРИСТОСОВУВАНOSTІ ПОПУЛЯЦІЙ  
*DESCHAMPSIA ANTARCTICA* DESV. О. ГАЛІНДЕЗ (АРГЕНТИНСЬКІ ОСТРОВИ,  
 МОРСЬКА АНТАРКТИКА) ПРОТЯГОМ ТРЬОХ СЕЗОНІВ

Закінчення таблиці 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
D1 — D9	59	9	9	24.4	0	5.28	0	0	0	20.59	—
D1 — D12	2	4	4	0	8.58	3.95	10.93	6.05	38.27	5.7	0
D2 — D3	20	25	25	4.16	6.3	7.3	6.51	4.0	0	16	40
D2 — D4	22	25	25	4.84	59.92	4.22	0	0	4.26	0	0
D2 — D5	24	29	29	12.37	56.42	0	0	0	13.14	13.25	36.2
D2 — D9	35	20	20	0	4.16	13.89	0	7.91	0	0	—
D2 — D12	22	25	25	17.25	10.02	6.49	29.44	0	31.95	9.21	0
D3 — D4	2	0	0	12.76	33.12	17.19	10.42	4.93	0	8.87	44
D3 — D5	4	4	4	41.4	35.84	13.03	26.5	0	9.42	0	40
D3 — D9	55	5	5	0	0	37.62	0	0	0	12.75	—
D3 — D12	2	0	0	11.06	0	8.55	9.62	0	35.24	0	0
D4 — D5	2	4	4	8.69	0	0	0	4.1	0	0	0
D4 — D9	57	5	5	4.02	63.2	0	6.36	4.26	0	0	—
D4 — D12	0	0	0	27.54	40.31	0	35.71	0	57.31	0	9.8
D5 — D9	59	5	5	13.85	59.64	6.4	6.84	0	8.71	8.74	—
D5 — D12	2	4	4	46.49	35.49	4.07	40.25	0	86.85	0	23.88
D9 — D12	57	5	5	19.23	0	—	13.52	0	38.97	6.51	—

Таблиця 3

Результати попарних порівнянь за вмістом шести основних фракцій білків насіння ( $\Delta Pr$ ) зразків  
*D. antarctica* з популяцій о. Галіндез сезону 2013—2014 рр.

Пари популяцій	Різниця у частках основних фракцій протеїнів насіння ( $\Delta Pr$ ) для груп білків із розмірами, які наведено у КДа:					
	<150	94-145	45-80	20-40	27-31	<20
1	2	3	4	5	6	7
D1 — D2	0.042	0.023	0.001	0.024	0.017	0.072
D1 — D3	0.019	0.008	0.011	0.021	0.001	0.043
D1 — D4	0.023	0.01	0.008	0.024	0.014	0.047
D1 — D5	0.018	0.011	0.002	0.032	0.0	0.037
D1 — D9	0.007	0.003	0.001	0.034	0.013	0.071
D1 — D12	0.012	0.003	0.001	0.053	0.015	0.065
D2 — D3	0.023	0.015	0.01	0.003	0.018	0.115
D2 — D4	0.019	0.013	0.007	0.0	0.003	0.119
D2 — D5	0.06	0.012	0.001	0.008	0.017	0.109
D2 — D9	0.049	0.02	0.002	0.01	0.004	0.143
D2 — D12	0.054	0.02	0.002	0.029	0.002	0.137
D3 — D4	0.004	0.002	0.003	0.003	0.015	0.004
D3 — D5	0.037	0.003	0.009	0.011	0.001	0.006
D3 — D9	0.026	0.005	0.012	0.013	0.014	0.028
D3 — D12	0.031	0.005	0.012	0.032	0.016	0.022
D4 — D5	0.041	0.001	0.006	0.008	0.014	0.01
D4 — D9	0.03	0.007	0.009	0.01	0.001	0.024

1	2	3	4	5	6	7
D4 — D12	0.035	0.007	0.009	0.029	0.001	0.018
D5 — D9	0.011	0.008	0.003	0.002	0.013	0.034
D5 — D12	0.006	0.008	0.003	0.021	0.015	0.028
D9 — D12	0.005	0.0	0.0	0.019	0.002	0.006

Всі набори попарних порівнянь популяцій, приклади яких наведено в табл. 2 та 3, групували за трьома парами показників пристосовуваності:  $|\Delta S| - \Delta Ph$ ,  $|\Delta S| - |\Delta Pr|$  та  $\Delta Ph - |\Delta Pr|$  для кожного з трьох сезонів.

Приклад екстремального групування за парою показників  $\Delta Ph - |\Delta Pr|$ , де з наборів  $\Delta Ph$  взято набір різниць за довжиною листка та з наборів  $|\Delta Pr|$  взято набори різниць вмісту білків фракцій  $>150$  та 27—31 КДа у сезоні 2013—2014 рр., наведено на рис. 5.

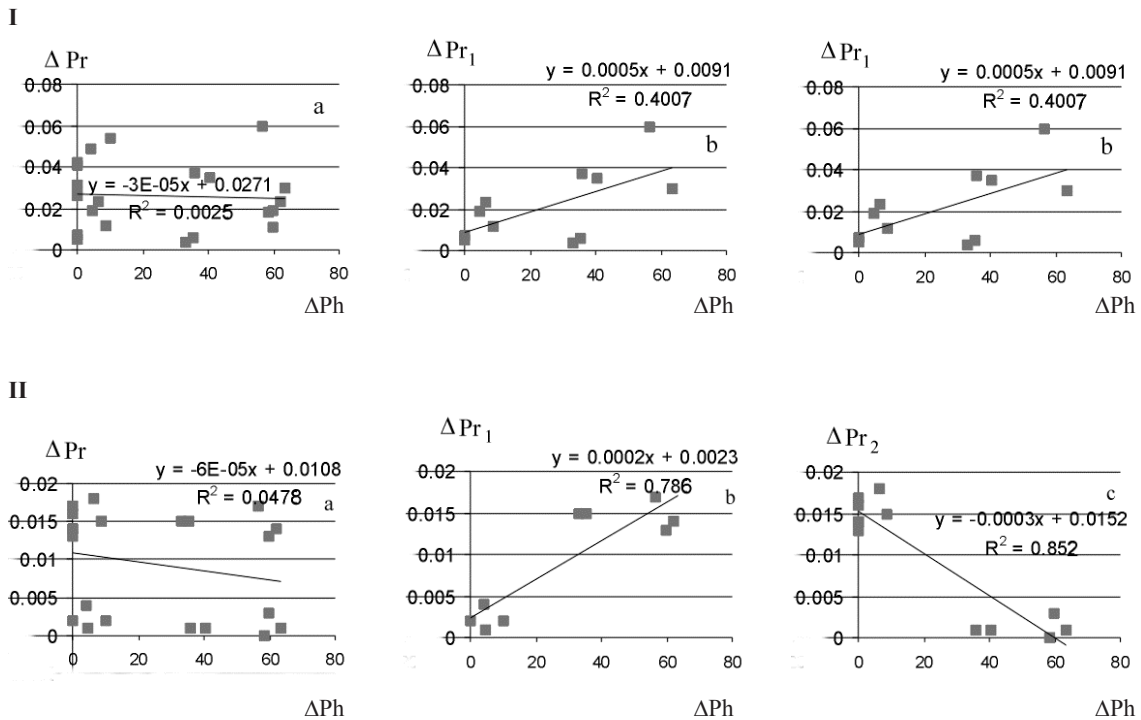


Рис. 5. Залежність наборів різниць між розподілами зразків *D. antarctica* популяцій о. Галіндез за біометричною характеристикою довжина листка ( $|\Delta Ph|$ ) та наборів різниць вмісту білків ( $|\Delta Pr|$ ) фракцій  $>150$  (I) та 27—31 КДа (II) у сезоні 2013—2014 рр.: а — для всіх досліджених величин між усіма площадками; б — для різниць, які мають залежність з позитивною кореляцією між  $|\Delta Pr_1|$  та  $\Delta Ph$ , отриману методом найменших квадратів; с — для різниць, які мають залежність з негативною кореляцією між  $|\Delta Pr_2|$  та  $\Delta Ph$ . На графіках а, б, с наведено рівняння прямих регресії, проведенних методом найменших квадратів та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції між значеннями  $|\Delta Pr|$ ,  $|\Delta Pr_1|$ ,  $|\Delta Pr_2|$  та  $\Delta Ph$ . Значення критеріальної статистики для величин  $R^2$ , наведених на графіках: а —  $F_{1,19} = 0.057$  (I) та  $F_{1,19} = 0.950$  (II) (не перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для  $N = 21$  ( $F_{1,19} = 4.38$ )), б —  $F_{1,9} = 6.02$  та с —  $F_{1,8} = 11.09$  (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для  $N = 11$  ( $F_{1,9} = 5.12$ ) та  $N = 10$  ( $F_{1,8} = 5.32$ )) (I), б —  $F_{1,7} = 25.71$  та с —  $F_{1,10} = 57.57$  (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для  $N = 9$  ( $F_{1,7} = 5.59$ ) та  $N = 12$  ( $F_{1,10} = 4.96$ )) (II), що означає відсутність лінійної залежності у першому випадку (а) і наявність лінійної залежності у другому та третьому випадках (б, с) як для I, так і для II.

За даними екстремального групування для кожного варіанту попарного порівняння за допомогою техніки парної лінійної регресії побудовано ряди, які відповідають «позитивній» та «негативній» групам. Частина точок на площині, яка утворювала лінійну залежність з позитивним коефіцієнтом кореляції була віднесена до «позитивної» групи, а та, що утворювала лінійну залежність з негативним коефіцієнтом кореляції, була віднесена до «негативної» групи. Далі ці ряди обробляли, як описано в підрозділі 2.3. «Статистичний аналіз» з метою отримання зведеного латентного показника (ЗЛП) пристосовуваності для кожної популяції в кожному сезоні. ЗЛП має об'єднувати всі вимірні характеристики.

Для вимірювання вибрали широке коло параметрів, що було обумовлено наступними міркуваннями. Логічно припустити, що частка кожного з запасних та захисних білків насіння залежить від умов, в яких зростала рослина і, відповідно, від її певних морфометричних характеристик, які, в свою чергу, пов'язані із щільністю зростання рослин. Щоб перевірити це припущення, було побудовано ряди часток білків з різними масами, глобуліни ( $> 150$  кДа), глютеніни (94—145 кДа), сіркобідні проламіни (45-80 кДа), сірко-збагачені проламіни (20—40 кДа), IRIP (27—31 кДа) та не до кінця сформовані проламіни ( $< 20$  кДа). Молекулярні маси відповідних класів білків є характерними для пшениці (Созинов, 1985). Було побудовано також ряди для кількох морфометричних характеристик: довжина листка, довжина суцвіття, довжина квітки та кількість квіток у суцвітті, а також для характеристики «проективне покриття». Ряди формувалися для популяцій, локалізованих в точках D1, D2, D3, D4, D5, D12, які охоплюють основний спектр мозаїчних умов о. 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 характеристиками за допомогою регресійної техніки, а тоді піддані процедурі екстремального групування (Айвасян і др., 1989).

Результати екстремального групування обробляли таким чином. В парі  $|\Delta S| - \Delta Ph$  було чотири площини, які характеризують обидва способи розповсюдження (вегетативний та генеративний): різниці у довжині листя, 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), 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 ЗЛП ( $L_{3j} = 0.042$ ). Кожній популяції, яка потрапила в «позитивну» групу, надавалося значення «+1», а тій, що потрапила в «негативну» групу, — «-1». Після сумарної (визначення  $X_j$ ) та нормалізації (визначення  $L_{3j} X_{3j}$ , де  $j = 1, 2, 3$ ) було визначено складову ЗЛП ( $I_j$ ) за даною парою характеристик. Це значення ( $L_{3j} = 0.042$ ) відноситься до сезонів 2012/13 і 2013/14, для сезону 2014/15 воно складає  $L_{3j} = 0.1$ . Аналогічним чином було оброблено пари характеристик  $|\Delta Pr| - \Delta Ph$  ( $I_1$ ) та  $|\Delta S| - |\Delta Pr|$  ( $I_2$ ). Для них загальна кількість популяцій, які можуть потрапити у різні групи складає 144 ( $L_{1j} = 0.007$ ) у сезоні 2012/13, 168 ( $L_{1j} = 0.006$ ) у сезоні 2013/14 і 60 ( $L_{1j} = 0.017$ ) у сезоні 2014/15 у першій парі показників та 36 ( $L_{2j} = 0.028$ ) у сезоні 2012/13, 24 ( $L_{2j} = 0.042$ ) у сезоні 2013/14 і 30 ( $L_{2j} = 0.033$ ) у сезоні 2014/15 у другій парі, відповідно.

Після цього пораховано кількість балів для кожної популяції окремо для кожної пари характеристик, нормовано їх і нанесено на графік ( $I_1, I_2, I_3$ ) (рис. 6).

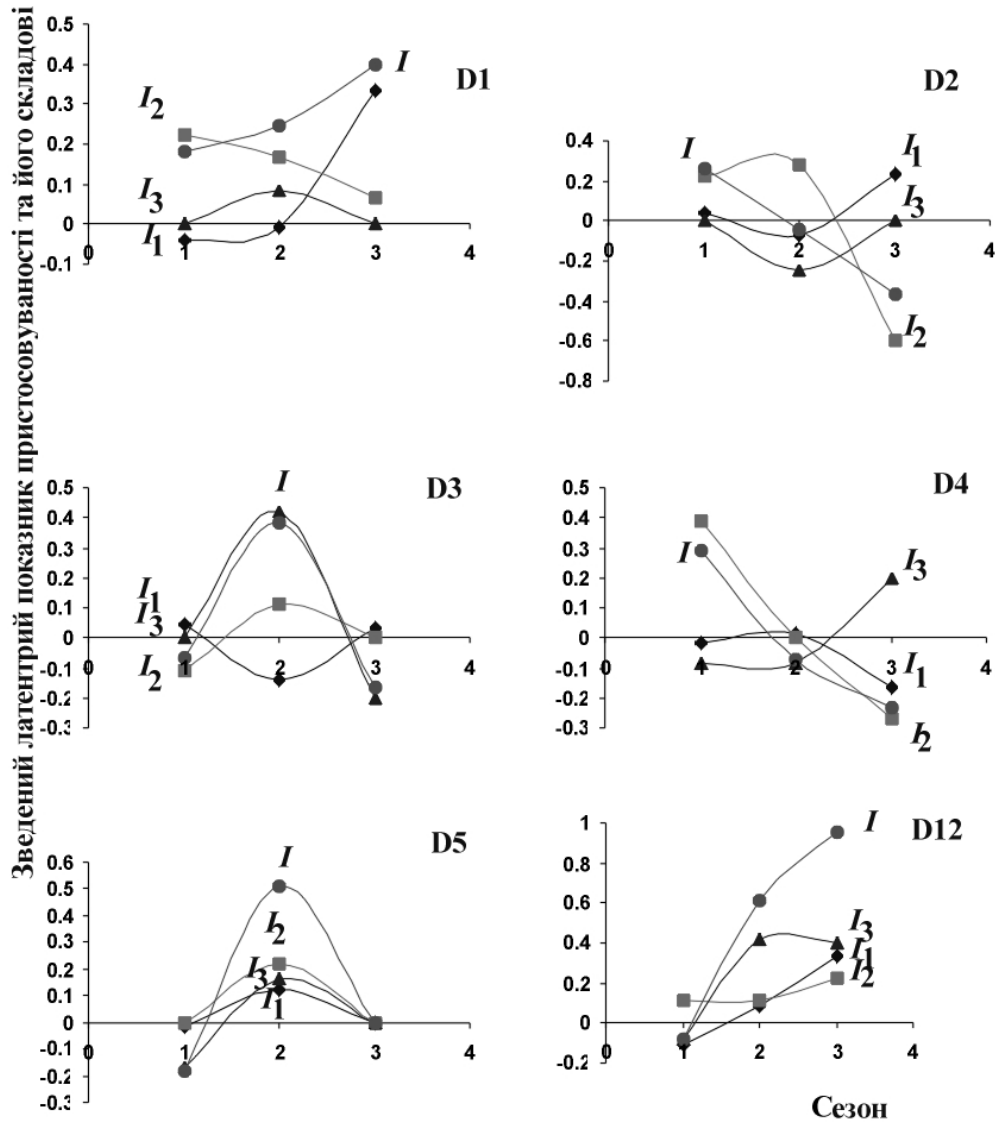


Рис. 6. Динаміка зведеного латентного показника (ЗЛП) пристосованості популяцій *D. antarctica* о. Галіндез у сезонах 1 — 2012/13, 2 — 2013/14, 3 — 2014/15 (за віссю абсцис) за парами показників  $I_1$  —  $|\Delta Pr| - \Delta Ph$ ,  $I_2$  —  $|\Delta S| - |\Delta Pr|$ ,  $I_3$  —  $|\Delta S| - \Delta Ph$ ,  $I$  — сумарний ЗЛП.

Як видно з рис. 6, динаміки значень ЗЛП і для різних пар показників ( $I_1$ ,  $I_2$ ,  $I_3$ ), і для сумарного ЗЛП ( $I$ ) в різних сезонах мають різний профіль. Проаналізуємо зміни у цих показниках ЗЛП. У першій парі характеристик  $|\Delta Pr| - \Delta Ph$  ( $I_1$ ) за формою профілю популяції утворюють три групи: до першої групи відносяться популяції D2 та D3 ( $I_1$  в ній проходить через мінімум), до другої групи відносяться D1 та D12 ( $I_1$  в ній монотонно зростає у часі), до третьої групи відносяться популяції D4 та D5 ( $I_1$  в ній проходить через максимум). Значення ЗЛП у другій парі характеристик  $|\Delta S| - |\Delta Pr|$  ( $I_2$ ) утворюють групи: D3 та D5 ( $I_2$  проходить через максимум), D1, D2 та D4 ( $I_2$  монотонно зменшується у часі) та D12 ( $I_2$  практично не змінюється). Значення ЗЛП у третьої парі характеристик  $|\Delta S| - \Delta Ph$  ( $I_3$ ) утворюють групи: D1, D3, D5 та D12 ( $I_3$  проходить через максимум), D2 та D4 ( $I_3$  проходить через мінімум). Як видно з цього аналізу, за різними парами показників ЗЛП не утворюють стабільних наборів груп. Тому слушно об'єднати їх у сумарний показник ЗЛП ( $I$ ) (рис. 7).

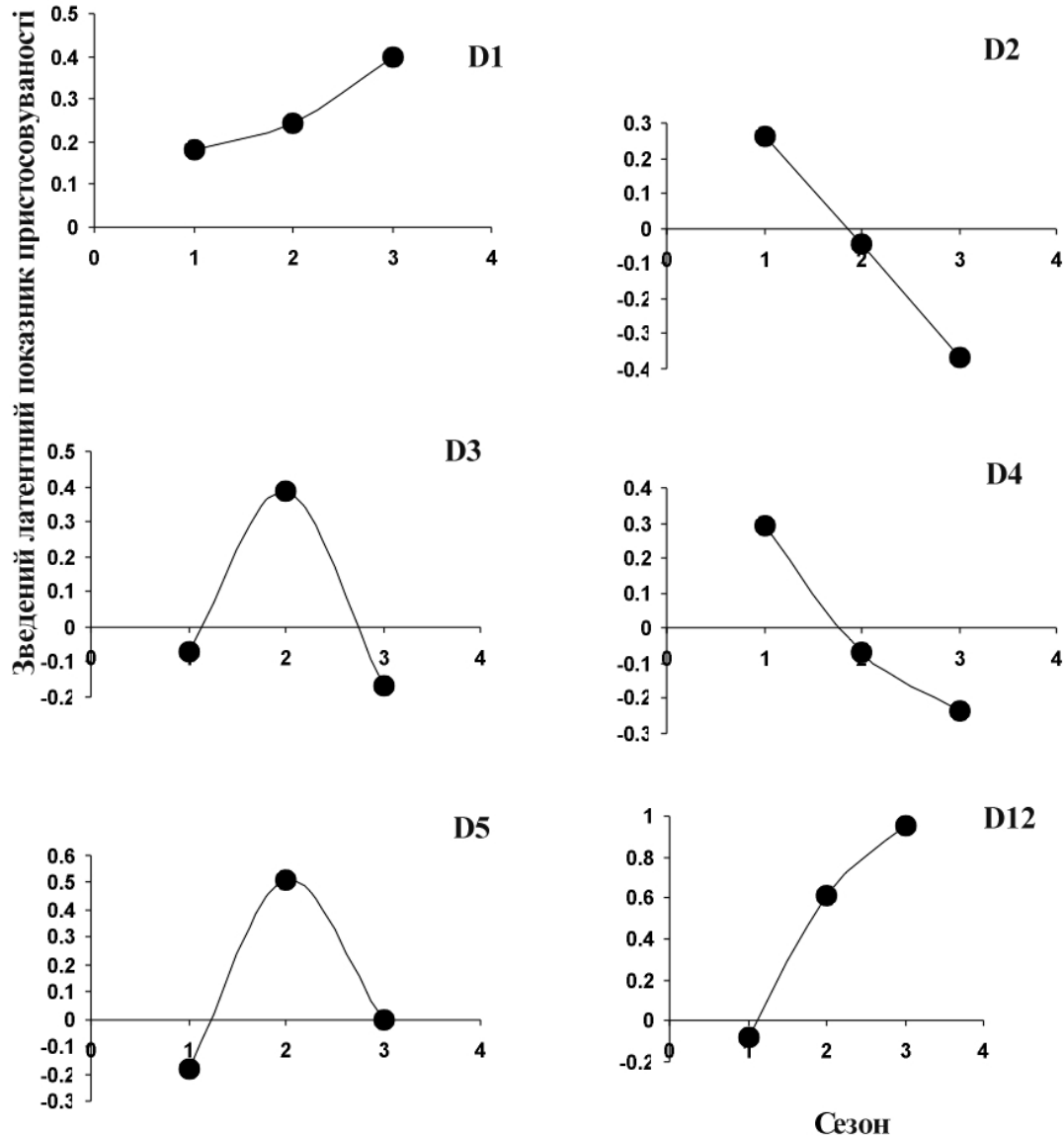


Рис. 7. Динаміка зведеного латентного показника пристосованості популяцій *D. antarctica* о. Галіндез у сезонах 1 — 2012/13, 2 — 2013/14, 3 — 2014/15 (за віссю абсцис).

Отже, за зведеним латентним показником пристосованості популяції *D. antarctica* о. Галіндез утворюють групи: D1 та D12 (монотонне зростання), D2 та D4 (монотонне падіння), D3 та D5 (проходить через максимум).

### Обговорення результатів

Наші результати демонструють, що групування популяцій на основі подібності відповіді різних індексів індивідуальної пристосованості впродовж трьох сезонів змінюється. Як було показано раніше, позитивні значення латентного показника адаптивності свідчать про синхронізацію досліджених показників адаптивності, тоді як негативні бали є наочною ілюстрацією складної взаємодії між різними показниками адаптивності у відповідності до мікроумов (Parnikoza et al., 2015). На



практиці такий спосіб адаптації можна ілюструвати таким спостереженням: в умовах обмеження придатної для розвитку площі внаслідок наявності скельних виходів рослини в популяції одночасно можуть підвищувати адаптивність за рахунок нарощення вегетативної маси (індекс біометрії), що сприятиме формуванню достатньої фракції запасаючих білків насіння.

Найкращою візуалізацією такого способу адаптації є загальні тренди зведеного латентного показника пристосовуваності на основі результатів щорічного моніторингу досліджених показників адаптивності (рис. 7). Як видно з рис. 7, за характером трендів пристосовуваності досліджені популяції згрупувалися наступним чином. Популяції D3 та D5, в яких значення ЗЛП пристосовуваності проходять через максимум, популяції D1 та D12, які демонструють тенденцію до зростання ЗЛП пристосовуваності від негативних до позитивних значень, та популяції D2 та D4, в яких значення ЗЛП пристосовуваності мають тенденцію до зменшення. Під час аналізу складу груп популяцій виявилось, що для групи D3, D5 в ЗЛП ( $I$ ) найбільш вагомими були внески  $I_2$  та  $I_3$ . Тобто: те, що друга пара показників, як і третя, дає значний внесок в сумарний показник, скоріше за все означає, що як морфометричні показники рослин, так і вміст білків насіння для цієї групи залежать в першу чергу від щільності розташування рослин. В той же час більший індивідуальний розмір рослин у групі D1, D12 в ЗЛП ( $I$ ) найбільш вагомим був внесок  $I_1$ . Те, що перша пара показників дає значний внесок в сумарний показник, скоріше за все, означає, що білковий вміст насіння для цієї групи залежить в першу чергу від морфометричних показників рослин. Для групи D2, D4 в ЗЛП ( $I$ ) найбільш вагомим був внесок  $I_2$ . Тобто: те, що друга пара показників дає значний внесок в сумарний показник, скоріше за все означає, що білковий вміст насіння для цієї групи залежить в першу чергу від щільності розташування рослин.

Виявлене групування та наявність спільних тенденцій в окремих популяціях імовірно розкриває зовні непомітну аналогію окремих мікроумов в межах гомогенного, загалом бідного природно-ландшафтного середовища о. Галіндез. Отримана динаміка ЗЛП пристосовуваності за три досліджені сезони підтверджує наше останнє припущення про індивідуальність латентного індикатора адаптивності не тільки залежно від місця зростання (Parnikova et al., 2015), але й залежно від умов конкретного сезону. Подальший моніторинг в майбутньому дасть можливість побудувати популяційну динаміку ЗЛП, що створює добрі можливості для пошуку їх залежності від вимірюваних кліматичних показників.

**Подяки.** Автори висловлюють подяку Національному Антарктичному центру Міністерства освіти та науки України, Національній науковій фундації (NSF) США, В. Папіташвілі, В. Смаголю та О. Салганському. Це дослідження виконане в рамках співпраці між 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 між НАН України і Польською академією наук: «Адаптивні стратегії взаємовиживання організмів в екстремальних умовах довкілля», 2015—2017 рр.

### Список літератури

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. Мірюта 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 зміїної // Біотехнологія. (Biotechnologia Acta) — 2012. — Т. 5, № 3. — С. 40 — 52.
3. Мірюта Н., Парнікоза І., Мірюта 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. Мусієнко М. М., Серебряков В. В., Брайон О. В. Екологія: Тлумачний словник. — К. : Либідь, 2004. — 376 с.
5. Остерман Л. А. Методы исследования белков и нуклеиновых кислот. Электрофорез и ультрацентрифугирование (практическое пособие). — М. : Наука, —1981. — 288 с.
6. Парнікоза І., Ожередова І., Мірюта Н., Козерецька І., Смикла Дж., Кунах В. Порівняльний аналіз показників популяційної успішності *Deschampsia antarctica* Desv. в райони Адміральської бухти (о. Короля Георга, Прибережна Антарктика) // Український антарктичний журнал. — № 12. — 2013. — С. 186—198.
7. Побежимова Т. П., Колесниченко А. В., Грабительных О. И. Методы изучения митохондрией растений. Полярнография и электрофорез, — М. : Наука, — 2004.— 98 с.

8. **Поллард Дж.** Справочник по вычислительным методам статистики. — М. : Финансы и статистика. — 1982. — 344 с.
9. **Созинов А. А.** Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции, М., 1985. — 272 с.
10. **Чураев Р. Н.** Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе // Генетика. — 2006. — Т. 42, № 9. — С. 1276 — 1296.
11. **Шалого Н. В.,** Доманская И. Н., Радюк М. С., Щербаков Р. А., Дремук И. А. Накопление пероксида водорода и функционирование защитной системы в проростках ячменя при избыточном увлажнении // Физиология растений (Москва). — 2012. — Т. 59, № 6. — С. 746 — 755.
12. **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.
13. **Causton D. R.,** Venus J. C. The Biometry of Plant Growth. Edward Arnold. — London. — 1981. — 307 p.
14. **Conrad M.** Adaptability, the Significance of Variability from Molecule to Ecosystem. Plenum Press. — New York. — 1983, — 383 p.
15. **Convey P.** Reproduction of Antarctic vascular plants // Antarctic Science — 1996a. — V. 8, № 2. — P. 127 — 134.
16. **Convey P.** The influence of environmental characteristics on life history attributes of Antarctic terrestrial biota. Biol. Rev. — 1996b. — 71. — P. 191 — 225.
17. **Convey P.** Maritime Antarctic climate Change: Signals from terrestrial biology // Antarctic Research Series. V. 79. — 2003. — P. 145 — 158.
18. **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.
19. **Dietz H.,** Steinlein T. Determination of plant species cover by means of image analysis. Journal of Vegetation Science 7: 1996. — P. 131 — 136. doi: 10.2307/3236426
20. **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.
21. **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 — 3. — 2010. — P. 254 — 261.
22. **Parnikoza I.,** Miryuta N., Ozheredova I., Kozeretska I., Smykla J., Kunakh V., Convey P. Comparative analysis of *Deschampsia antarctica* Desv. population adaptability in the natural environment of the Admiralty Bay region (King George Island, maritime Antarctic) // Polar Biology. — 2015. — Vol. 38, No. 9. — P. 1401 — 1411.
23. **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 23. — 2013. — P. 1702 — 1706.
24. **Smith R. L.** Vascular plants as indicators of regional warming in Antarctica. Oecologia 99. — 1994. — P. 322 — 328.
25. **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.
26. **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.
27. **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. — 3 — P. 237 — 259. doi.org/10.1017/S0032247413000296
28. **Van Loon L. C.** Plant Innate Immunity. // Advances in Botanical Research. — 2009. — V. 51. — 400p.