

На правах рукописи



ШПАКОВ Александр Эдуардович

**МЕХАНИЗМЫ
ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ ТАБАКА**

Специальность 03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Махачкала – 2010

Работа выполнена в ГНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт табака, махорки и табачных изделий»
Россельхозакадемии

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

Асадулаев Загирбег Магомедович

доктор биологических наук, профессор

Иванов Александр Львович

доктор биологических наук, профессор

Глотов Николай Васильевич

Ведущая организация: ГНУ ВНИИМК Россельхозакадемии

Защита диссертации состоится 9 сентября 2010 г. в 16 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 212.053.03 при ГОУ ВПО «Дагестанский государственный университет»

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Дагестанского государственного университета

Автореферат разослан 28 июля 2010 г.

Ваш отзыв, заверенный печатью, просим направлять по адресу: 367025, РФ, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. Дахадаева, 21

Электронный адрес: ecodag@rambler.ru, факс 8(8722)674651

Ученый секретарь
диссертационного совета



Ахмедова Г.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Механизмы экологической пластичности природных и сортовых растительных популяций представляют собой один из важнейших предметов экологических исследований. Понятие «экологическая пластичность» связано с постановкой и решением таких фундаментальных биологических проблем, как взаимодействие «генотип – среда», реализация генетической информации в индивидуальном развитии, целостность организмов и популяций, идентификация ценных особей в исходном материале для селекции. Вскрытие механизмов экологической пластичности природных и сортовых растительных популяций, связанный с этой задачей анализ внутривнутрипопуляционной структуры составляют методологические и методические основы эколого-генетического мониторинга, направленного на эффективное использование, сохранение и изучение растительных ресурсов.

Урожай и качество табака, как и других агрокультур, зависят от соответствия природы растений условиям выращивания. Сорты табака при выращивании в разные годы и в разных экологических условиях претерпевают изменения по всем группам селекционно-ценных признаков. Так, например, обилие осадков во время роста табачного растения вызывает удлинение междоузлий, увеличение пластинки листа, иногда уменьшение числа листьев, снижение плотности и материальности ткани листа. Засушливая погода нередко способствует увеличению числа листьев с более плотной структурой.

Используемые методы оценки экологической пластичности можно разделить на три основные группы: основанные на дисперсионном анализе, на регрессионном анализе и на использовании сортовых стандартов.

Методы оценки экологической пластичности сортов недостаточно разработаны главным образом в теоретическом плане. Используется весьма узкий круг идей. Чаще всего усилия исследователей направлены на совершенствование статистической стороны метода, например, за счет повышения точности оценки среды. Теоретическая основа методов не содержит даже в неявном виде каких-либо знаний относительно природы оцениваемого свойства. Оценка экологической пластичности известными ранее методами с применением различных модификаций регрессионного и дисперсионного анализов оперирует изменениями средних значений хозяйственно важных признаков, которые являются лишь некоторым отражением реальных механизмов пластичности. Используемый нами системный подход позволил определить природу пластичности табака и перейти от оперирования косвенным отражением к анализу самой причины изучаемого явления.

Использование методологии системного подхода определено двумя существенными обстоятельствами. Во-первых, предметом исследований сортовых популяций являются не столько их отдельные признаки, сколько фенотип в целом. Способы решения задач по изучению, использованию и сохранению растительных ресурсов должны быть ориентированы на изучение

признаков как элементов системы фенотипа. Система фенотипа объединяет в себе комплекс взаимосвязанных признаков, составляющие которого, безусловно, в разной мере детерминированы генетически и испытывают влияние внешней среды. Во-вторых, наиболее эффективные методы анализа внутрисортной и межсортной изменчивости комплекса селекционно-значимых признаков табака основаны именно на системном подходе. В этой связи следует отметить, что со времен классических работ Ю.А. Филипченко (1934) по генетике мягких пшениц известно – характер внутривидовых корреляций отражает генетическую структуру сорта.

Актуальность диссертационной работы заключается в выявлении природы экологической пластичности табака. Вскрытие механизмов этого важнейшего признака позволило разработать методы оценки внутрисортного генотипического разнообразия табака по комплексу хозяйственно-ценных признаков и динамики генотипической структуры сортов в различных экологических условиях выращивания, сравнительной оценки сортов и линий табака по экологической пластичности.

Цель и задачи исследований. Целью исследований является выявление механизмов экологической пластичности табака; сравнительная оценка экологической пластичности сортов и линий, учитывающая природу этого свойства и ориентированная на решение практических задач по изучению, сохранению и эффективному использованию внутрисортного разнообразия табака.

Для достижения этой цели необходимо решить следующие основные задачи:

- разработать эффективный метод выявления генотипической структуры сортовых популяций табака по основным конституционным признакам (фенологический тип, габитус, морфогенетические корреляции);

- установить различия среди выделенных элементов структуры сортовых популяций табака – морф по фенологическому типу, габитусу и по морфогенетическим корреляциям;

- выявить связи между характеристиками фенологического типа, габитуса и морфогенетическими корреляциями табака;

- установить генетическую обусловленность различий между морфами, выделяемыми в сортовых популяциях табака;

- определить эффективность системного анализа внутрисортной генотипической изменчивости по конституционным признакам в сравнении с анализом внутрисортной изменчивости по отдельным селекционно-ценным характеристикам растений;

- выявить различия среди внутрисортных морф табака по их реакции на изменения условий выращивания, то есть по экологической пластичности;

- выявить механизмы экологической пластичности табака;

- определить понятие «экологическая пластичность» для табака с учётом выявленных механизмов этого свойства и направленного на эффективное изу-

чение, сохранение и использование всего потенциала изменчивости вида *Nicotiana tabacum* L.;

– разработать метод сравнительной оценки экологической пластичности табака.

Научная новизна и теоретическая значимость. В результате проведённых исследований выявлено, что генотипическая гетерогенность по конституционным признакам, отражающим целостность организмов и популяций (фенологический тип, габитус, морфогенетические корреляции, экологическая пластичность) – универсальное свойство сортов вида *Nicotiana tabacum* L.

Установлена эффективность системного анализа фенотипической изменчивости, как метода, позволяющего вскрыть генотипическую структуру сортов табака без анализа по потомству.

Определена динамика формирования в ходе онтогенеза различий между составляющими сорта табака морфами, как генотипически различающимися группами растений по фенологическому типу и морфологическим признакам, характеризующим как размеры растений, так и их пропорции.

Установлено, что для выявления внутрисортных морф и сравнения сортов табака по экологической пластичности достаточен учёт их морфологических признаков. Об этом свидетельствуют выявленные связи морфологических признаков с фенологическим типом и морфогенетическими корреляциями.

Установлено, что преобразование генотипической структуры сорта выражается в динамике частот, составляющих его морф. Морфы, составляющие сорт, как генотипически различные группы растений, различаются и по экологической пластичности.

Определено понятие «экологическая пластичность табака», как свойство сортов и линий, характеризующее в сравнительной оценке изменчивости комплекса селекционно-ценных признаков в различных условиях выращивания, природой которого является динамика частот генотипически различных морф. Экологическая пластичность тем выше, чем меньше изменчивость комплекса его селекционно-ценных признаков в различных условиях выращивания по сравнению с другими сортами исследуемой выборки.

Впервые для вида *N. tabacum* L. , экспериментально установлены, описаны и количественно оценены механизмы экологической пластичности сортовых популяций:

– реакция отдельных генотипов на изменяющиеся условия внешней среды (гомеостаз развития);

– изменчивость генотипической структуры сорта в различных условиях выращивания (генетический гомеостаз).

Практическая значимость диссертационной работы. Впервые для табака разработан метод оценки внутрисортной генотипической изменчивости сортовых популяций без анализа по потомству, и учёта динамики их генотипической структуры в экологически различных условиях выращивания. Методы

основаны на системном подходе и использовании адекватных методик многомерного статистического анализа.

Разработан метод сравнительной оценки экологической пластичности сортов табака, включающий три основных этапа исследования изменчивости комплекса признаков:

- анализ генетически детерминированных различий по каждому из признаков в изучаемом селекционном материале;
- системный анализ внутрисортной или внутривидовой изменчивости по комплексу селекционно-ценных признаков;
- сравнительная оценка сортов и линий табака по экологической пластичности с использованием метода многомерного шкалирования.

Этот метод позволяет работать с селекционно-ценными признаками в любом их сочетании, в том числе и с отдельными характеристиками.

Разработанные в диссертационной работе методы, используются в лаборатории селекции и семеноводства ГНУ ВНИИТТИ Россельхозакадемии в целях эколого-генетического мониторинга имеющейся Мировой коллекции генофонда табака, сохранения генетического потенциала коллекции и для селекции новых сортов.

В результате проведённых полевых экспериментальных исследований изучено 52 сорта табака (13 сортоформ из 23-х, составляющих всё внутривидовое разнообразие *N. tabacum* L.) и 22 линии, полученные из различных сортов, как потомство индивидуальных растений. Изученные сорта и линии представляют собой перспективный исходный материал для селекции новых сортов табака с учётом их экологической пластичности.

Практическая значимость результатов диссертационной работы Шпакова А.Э. подтверждена его авторством нового сорта табака «Mediana», полученного в Союзной Республике Югославия, утверждённым решением Министерства сельского хозяйства, г. Белград от 14.05.2001 г., за №4/008-186/055.

Положения, выносимые на защиту. Экологическая пластичность табака определяется двумя механизмами – реакцией отдельных генотипов на изменяющиеся условия внешней среды (гомеостаз развития), и изменчивостью генотипической структуры сорта в различных условиях выращивания (генетический гомеостаз).

В эколого-генетических исследованиях интерес представляет, прежде всего, генетический гомеостаз, поскольку именно внутрисортная генотипическая изменчивость сортовых популяций и её динамика в экологически различных условиях представляют собой основной предмет эколого-генетического мониторинга, направленного на эффективное использование, сохранение и изучение растительных ресурсов.

Эффективным методом, позволяющим выявить генотипическую структуру сортовых популяций табака без анализа по потомству и описать динамику этой структуры в экологически различных условиях выращивания, является системный анализ биологически обоснованных комплексов коррелированных селек-

ционно-ценных признаков. Структуру сортовых популяций табака составляют морфы – генотипически различающиеся группы растений.

Экологическая пластичность табака есть свойство сортов и линий, характеризующее в сравнительной оценке изменчивости комплексов селекционно-ценных признаков в различных условиях выращивания, природой которого является динамика частот генотипически различных морф. Пластичность сорта тем выше, чем меньше изменчивость комплекса его селекционно-значимых признаков в различных условиях выращивания по сравнению с другими сортами исследуемой выборки.

Апробация и публикация работы. Результаты исследований изложены в тематических отчетах лаборатории селекции и семеноводства ГНУ ВНИИТТИ Россельхозакадемии за 2001–2005 гг., и за 2006–2009 гг. Материалы диссертации представлены на международных и всероссийских конгрессах, конференциях, симпозиумах, совещаниях. По теме диссертации опубликовано 31 научная работа, в том числе в рекомендуемых ВАК и в рецензируемых центральных журналах.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения и выводов. Работа изложена на 222 страницах. Список использованной литературы включает 182 наименований, из них – 34 иностранных авторов. Имеется 8 приложений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Экспериментальная часть работы проведена в период с 1989 по 2008 гг. на полевых опытных участках ВНИИТТИ г. Краснодар (Россия), института «Магарач» г. Ялта (Крым), опытно селекционной станции по табаку в г. Лагодехи (Грузия), института сахарной свеклы в г. Алексинац (Югославия), опытно-селекционной станции в г. Бачко Петровац (Югославия). Полевые опыты проведены в традиционных для культуры табака регионах, различающихся между собой в эколого-географическом отношении.

В связи с основной целью исследования – выявлением механизмов и разработкой метода сравнительной количественной оценки сортовых популяций табака по экологической пластичности – подбор исходного материала ориентирован на возможно полное отражение разнообразия табака, представленного в имеющейся мировой коллекции. Исходная выборка составлена на основе изучения полного набора сортов коллекции. По признаку «число листьев» 4,5 тыс. сортов были разделены на 10 классов. К первому классу отнесены сорта с числом листьев 10–15, к десятому – превышающие 60. Из каждого класса пропорционально частоте встречаемости в коллекции выбрано от одного до шести сортов. «Число листьев» является одним из сортовых признаков табака, составляющих его продуктивность. Из опыта селекционной работы известно, что этот признак менее других признаков продуктивности подвержен влиянию условий возделывания.

Исходную выборку составили:

- | | | |
|-------------------------------|-----------------------------|---------------------------|
| 1) Калицина | 19) Крымский степной | 37) Остролист 250 |
| 2) Енидже 159 | 20) Американ 17 | 38) Остролист раннеспелый |
| 3) Качариновский Старо-Енидже | 21) Американ 251 | 39) Скороспелый 107 |
| 4) Енидже 4 | 22) Американ 307 | 40) Остролист иммунный 75 |
| 5) Perustitza | 23) Американ 3 | 41) Подольский 23 |
| 6) Киречилер | 24) Американ 305 | 42) Дюбек Никитский 580 |
| 7) Унгушет | 25) Американ 46 | 43) Дюбек 84 |
| 8) Сигарный 89 | 26) Burley J. Prayd | 44) Дюбек местный |
| 9) Манджурка американская | 27) Sterling | 45) Дюбек 33 |
| 10) Многолистный 55 | 28) Банат | 46) Трапезонд 4-3 |
| 11) Navana Criollo | 29) Прилукский 148 | 47) Трапезонд 213 |
| 12) Хаджи Хусейн Дереш | 30) Остролист октябрьский 6 | 48) Трапезонд 15 |
| 13) Самсун 155 | 31) Крупнолистный Б-3 | 49) Тык-Кулак 210 |
| 14) Самсун 117 | 32) Остролист 3 | 50) Тык-Кулак 219 |
| 15) Американ 8 | 33) Остролист 450 | 51) Venki Hercegovals. |
| 16) Американ киргизский | 34) Остролист 52 | 52) Шегиновац |
| 17) Американ 23 | 35) Остролист 75 | |
| 18) Американ 146 | 36) Остролист 188 | |

Кроме сортов нами исследован линейный материал, полученный как потомства индивидуальных растений из сорта Дюбек Никитский 580 и гибридной

комбинации (Venki Hercegovac × Басма) × Дюбек. Сорты, участвовавшие в гибридной комбинации, получены из Югославии.

Выбор признаков определен их селекционной значимостью, используемым нами системным подходом, ориентирован на точность и простоту учета в полевых условиях. Всего исследовано три группы конституционных признаков, характеризующих размеры, темп и тип развития табачных растений. Во-первых, это система фенологических признаков – фенологический тип, поскольку вегетационный период и сезонное развитие в целом тесно связано с комплексом хозяйственно ценных признаков табака: признаки качества, признаки устойчивости к болезням и вредителям, признаки продуктивности. Во-вторых, это система морфологических признаков – морфологический тип. Специфика табака как агрикультуры состоит в том, что такие морфологические признаки, как число листьев и их размерные характеристики являются компонентами продуктивности. Таким образом, практический интерес для табака представляет оценка пластичности морфологических характеристик. В-третьих, это морфометрические индексы – соотношения размерных характеристик табачного растения, отражающие рисунок морфогенетических корреляций. Морфогенетические корреляции представляют собой одну из трех категорий связей (геномные, морфогенетические, эргонтические), которые объединяют все части развивающегося организма в единое целое и выступают в роли основных факторов индивидуального развития. В целях количественной характеристики морфогенетических корреляций и выявления соответствующей индивидуальной изменчивости нами проведено сравнение морфогенетических корреляций у растений табака с различным фенологическим типом.

В соответствии с задачами работы комплекс «фенологических» включены признаки, отражающие качественные изменения в процессе развития табачного растения.

В список вошли шесть фенодат, учитываемых в числе дней от даты посадки:

1. «Начало бутонизации» фиксировали как начало появления на конусе нарастания первой цветочной почки.
2. «Бутонизация» фиксировали как появление бутона.
3. «Начало цветения» фиксировали как распускание первого одиночного центрального цветка.
4. «Цветение» фиксировали как полное распускание 3–5 цветков соцветия.
5. «Начало созревания коробочек» фиксировали как созревание первой коробочки центральной части соцветия.
6. «Полное созревание коробочек» фиксировали как созревание всех образовавшихся коробочек на соцветии.

Между фенодатами определено пятнадцать феноинтервалов:

1. Начало бутонизации – бутонизация;
2. Начало бутонизации – начало цветения;
3. Начало бутонизации – цветение;

4. Начало бутонизации – начало созревания коробочек;
5. Начало бутонизации – полное созревание коробочек;
6. Бутонизация – начало цветения;
7. Бутонизация – цветение;
8. Бутонизация – начало созревания коробочек;
9. Бутонизация – полное созревание коробочек;
10. Начало цветения – цветение;
11. Начало цветения – начало созревания коробочек;
12. Начало цветения – полное созревание коробочек;
13. Цветение – начало созревания коробочек;
14. Цветение – полное созревание коробочек;
15. Начало созревания коробочек – полное созревание коробочек.

Список *морфологических* признаков составили:

1. Высота растения с соцветием, см;
2. Высота растения без соцветия, см;
3. Число листьев, шт;
4. Длина листа среднего яруса, см;
5. Ширина листа среднего яруса, см;
6. Расстояние от основания листа до его максимальной ширины, см;
7. Диаметр растения в средней части, см.

С целью разработки методов выявления внутрисортовой изменчивости и ее динамики по комплексу морфологических характеристик в различных условиях среды нами использованы результаты многолетних исследований сорта Дюбек 33. Этот сорт характеризуется расширенным списком из девяти признаков:

1. Высота растения, см;
2. Высота растения без соцветия, см;
3. Диаметр растения в средней части, см;
4. Диаметр соцветия, см;
5. Общее число листьев, шт;
6. Число технически пригодных листьев, шт;
7. Длина листа среднего яруса, см;
8. Ширина листа среднего яруса, см;
9. Ширина окрыления, см.

С целью выявления внутрисортовой изменчивости по морфогенетическим корреляциям, динамику сезонного развития растений измеряли по времени заранее выбранных этапов онтогенеза. Первой по времени фиксировали дату, когда 15-й по порядку закладки лист отдельного растения достигал размера 150 × 65 мм (фаза f1). Второй – когда тех же размеров достигал 16-й лист (фаза f2). В этих временных точках измеряли высоту растения (h1, h2), длину 14-го

листа (L14, d1; L14, d2), ширину 14-го листа (W14, d1; W14, d2), длину 17-го листа (L17, d1; L17, d2) и ширину 17-го листа (W17, d1; W17, d2).

Следующими подлежали учету три фенодаты: «бутонизация» (f3), «начало цветения» (f4) и «начало созревания коробочек» (f5), которые устанавливались визуально и выражались в числе дней от высадки рассады. В момент прохождения этих фенодат, у отдельных растений измеряли их высоту (h3, h4, h5), длину 9-го листа (L9, d3; L9, d4; L9, d5), ширину 9-го листа (W9, d3; W9, d4; W9, d5), длину 10-го листа (L10, d3; L10, d4; L10, d5) и ширину 10-го листа (W10, d3; W10, d4; W10, d5).

Системный подход в исследовании пластичности табака реализован с использованием методов многомерного статистического анализа: метода главных компонент (МГК), дискриминантного анализа, анализа канонических корреляций, кластерного анализа, многомерного шкалирования.

В целях сравнения внутрисортных или внутрилинейных кластеров по отдельным признакам или значениям их линейных комбинаций использован однофакторный дисперсионный анализ, позволивший соотнести уровень межкластерной и внутрикластерной дисперсии. Помимо этого, нами использован ряд стандартных биометрических методов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. ВНУТРИСОРТОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТАБАКА

Необходимость специального анализа внутрисортной изменчивости определена основной целью исследования – выявлением механизмов экологической пластичности табака. В случае если, генотипическая гетерогенность по основным группам конституционных признаков характерна для всех сортов табака – пластичность определяется двумя известными механизмами, называемыми «индивидуальной буферностью» и «буферностью популяций». Индивидуальная буферность представляет собой реакцию отдельных генотипов или групп особей одного генотипа на изменяющиеся условия среды (гомеостаз развития). Буферность популяций – изменение генотипического состава популяции в различных условиях выращивания (генотипический гомеостаз).

Раздел посвящен выявлению внутрисортной изменчивости табака, оценке эффективности системного подхода в выявлении внутри сортов и линий генотипически различных групп растений по основным конституционным признакам. Эта цель предполагает решение трёх взаимосвязанных задач. Во-первых, разработки методов оценки внутрисортной генотипической изменчивости таких конституционных признаков табака, как фенологический тип, морфогенетические корреляции, морфологический тип. Во-вторых, определения характера и степени распространенности явления внутрисортной генотипической гетерогенности у *Nicotiana tabacum* L. В-третьих, сравнение системного анализа комплекса коррелированных признаков растений с анализом их отдельных характеристик в отношении их возможностей по выявлению структуры сортовых популяций табака. Решение этих задач определило содержание и последовательность изложения этапов исследования. На первом из них рассмотрен сам факт и описан характер внутрисортной генотипической гетерогенности табака по фенологическому типу. На втором – по результатам анализа внутрелинейной изменчивости оценены связи между фенологическим типом, системой морфогенетических корреляций и морфологическим типом. На третьем этапе показана эффективность системного анализа фенотипической изменчивости как метода выявления генотипической гетерогенности сортов. Различия линий по конституционным признакам служат прямым доказательством генетической обусловленности изменчивости между морфами, выявляемыми в системном анализе внутрисортной структуры табака.

Приступая к анализу полученных экспериментальных данных, надлежало, прежде всего, убедиться в наличии генетически детерминированных различий по каждому из фенологических признаков в изученной совокупности сортов.

Если каждый из сортов описан по некоторой выборке растений, то наиболее естественный путь выявления генотипической компоненты в изменчивости состоит в оценке уровня межсортных различий на фоне внутрисортных. Методически это решается в рамках однофакторного дисперсионного анализа (фактор – сорт).

Интерес представляет также оценка уровня изменчивости признаков в изученной совокупности сортов, поскольку норма реакции существенно характеризует генотип.

Самостоятельную задачу представляет исследование корреляционной структуры фенологических признаков. Именно здесь, в нашей работе и определились основные принципы классификации сортов по фенологическому типу.

Достоверность различий средних оценена в однофакторном дисперсионном анализе (фактор-сорт). Источники внутрисортной изменчивости фенологических признаков изучены в специальном дисперсионном анализе, где исследована структура изменчивости коэффициентов вариации. В качестве факторов выступали: А – признак, В – сорт. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа представлены в табл. 1. Эффект взаимодействия факторов в бесповторных комплексах оценивался по Тьюки.

$$SS_{AB} = \frac{ab \left[\sum (\bar{x}_i - \bar{x}) \cdot (\bar{x}_j - \bar{x}) \cdot x_{ij} \right]^2}{SS_A \cdot SS_B}, \quad df = 1$$

где: а – число градаций по фактору А;
 в – число градаций по фактору В;
 \bar{x}_i – среднее по строке;
 \bar{x}_j – среднее по колонке;
 \bar{x} – среднее по комплексу.

Статистически достоверные эффекты на уровень изменчивости фенологических признаков в пределах сорта оказывают оба фактора и их взаимодействие.

Таблица 1

Дисперсионный анализ изменчивости коэффициентов вариации фенологических признаков в совокупности сортов табака

Индекс фактора	SS	dF	mS	F	σ^2	Доля влияния, %
У	88437,7	609			5896,9	100
А	48652,5	20	2432,6	84,5*	82,9	1,4
В	17855,7	28	637,7	22,1*	29	0,5
АВ	5785,0	1	5785,0	200,9*	5756,2	97,6
С	16144,5	560	28,8		28,8	0,5

Примечание: У – общая; А – между признаками; В – между сортами; С – остаточная

По всем признакам между сортами установлены достоверные различия. Доля влияния фактора «сорт» изменяется от признака к признаку в пределах от 0.1 для феноинтервала «бутонизация – полное созревание коробочек» до 0.98 – феноинтервала «начало цветения – начало созревания коробочек».

Наиболее важный результат дисперсионного анализа состоит в установлении неаддитивности эффектов факторов «признак» и «сорт». Доля влияния по взаимодействию составляет 97.6% от общей дисперсии внутрисортных коэффициентов вариации. С этих позиций ясно, что конкретный генотип не может быть полно характеризован по уровню изменчивости (равно как и по числен-

ному значению) любого отдельного фенологического признака. Только данные о сопряжённой изменчивости комплекса признаков могут составить основу его идентификации.

Для выявления внутрисортной генотипической изменчивости по фенологическому типу растений необходим метод, способный дифференцировать различные генотипы или их группы на основе анализа фенотипической изменчивости. Для решения этой задачи использован системный подход к исследованию фенотипической изменчивости, предполагающий изучение комплексов коррелированных признаков адекватными методами многомерного статистического анализа. Заведомо различными в генетическом отношении группами растений являются сорта табака. Сравнение различных сортов табака по фенологическому типу выполнило роль «обучающей» процедуры.

Фенологический тип 29 сортов описан комплексом из 21-го фенологического признака, включающего 6 фенодат и 15 феноинтервалов. Признаки объединены в комплекс на основе построения их линейных комбинаций, а именно главных компонент. При анализе данных по сортам, каждый из которых характеризуется в среднем по 24 растениям, выяснилось, что уже первые две главные компоненты учитывают в совокупности около 98% полной дисперсии комплекса признаков. Для оценки межсортных различий оставалось сравнить сортовые средние значения двух главных компонент в дисперсионном анализе (табл. 2).

Таблица 2

Дисперсионный анализ значений главных компонент, объединяющих фенологические признаки сортов табака

Изменчивость	df	MS	F	Дисперсия	Доля в общей дисперсии, %
I главная компонента					
Общая	681	-	-	146	100,0
Межсортная	28	2116	36,5*	88	60,2
Внутрисортная	653	58	-	58	398
II главная компонента					
Общая	681	-	-	73	100,0
Межсортная	28	1174	48,9*	49	67,1
Внутрисортная	653	24	-	24	32,9

В структуре изменчивости значений обеих главных компонент очевидно доминирует межсортная дисперсия: 60,2% и 67,1% соответственно. Анализ завершен сравнением сортовых средних значений главных компонент с использованием множественного t-критерия. В итоге, изученные 29 сортов разделены на 5 групп со статистически достоверными различиями по значениям I главной компоненты. По значениям II главной компоненты выявлено также 5 различных групп. Учет значений обеих главных компонент, то есть группировка сортов в их пространстве, привел к выявлению девяти кластеров:

1. Енидже 159; Качариновский; Старо-Енидже; Менджурка; Американская.
2. Енидже 4; Хаджи Хусейн Дереш; Американ 8; Американ Киргизский.
3. Американ 23; Дюбек Никитский 580.

4. Тык-Кулак 210; Тык-Кулак 249.
5. Perustiza; Банат.
6. Киречилер; Sterling.
7. Сигарный; Остролист октябрьский 6.
8. Многолистный 55; Американ 146; Дюбек 84; Трапезонд 4-3.
9. Унгушет; Местный.

Сорта Калицина; Самсун; 155; Navana Criollo и Прилукский 148 в состав кластеров не вошли.

Результаты исследования межсортовой изменчивости свидетельствуют, что идентификация растений с генетически обусловленными различиями по фенологическому типу предполагает следующие этапы работы:

- учет комплекса фенодат и феноинтервалов;
- объединение фенологических признаков в линейные комбинации – главные компоненты;
- вычисление значений главных компонент для каждого из изученных объектов (сортов, линий или индивидуальных растений);
- исследование распределения (ординации) объектов в пространстве главных компонент, значения которых выполняют роль координат объектов, с последующей кластеризацией на основе оценки расстояний между соответствующими точками.

Изложенный подход реализован в анализе внутрисортовой изменчивости пяти сортов табака из основных возделываемых в России сортотипов: Американ 23, Трапезонд 15, Дюбек (4113), Самсун 117, Крымский Степной. В каждом сорте описано от 80 до 120 растений по комплексу из четырех фенологических признаков: «бутонизация», «начало цветения», «начало созревание коробочек», «полное созревание коробочек».

Во всех случаях уже первые две главные компоненты учли в совокупности более 90% полной дисперсии комплекса признаков.

Это позволило представить результаты кластеризации растений в пределах сорта на плоскости I и II главных компонент. Сорта различаются по числу выделенных кластеров: от 3-х (Крымский Степной) до 5-ти (Трапезонд 15) (рис. 1 и 2).

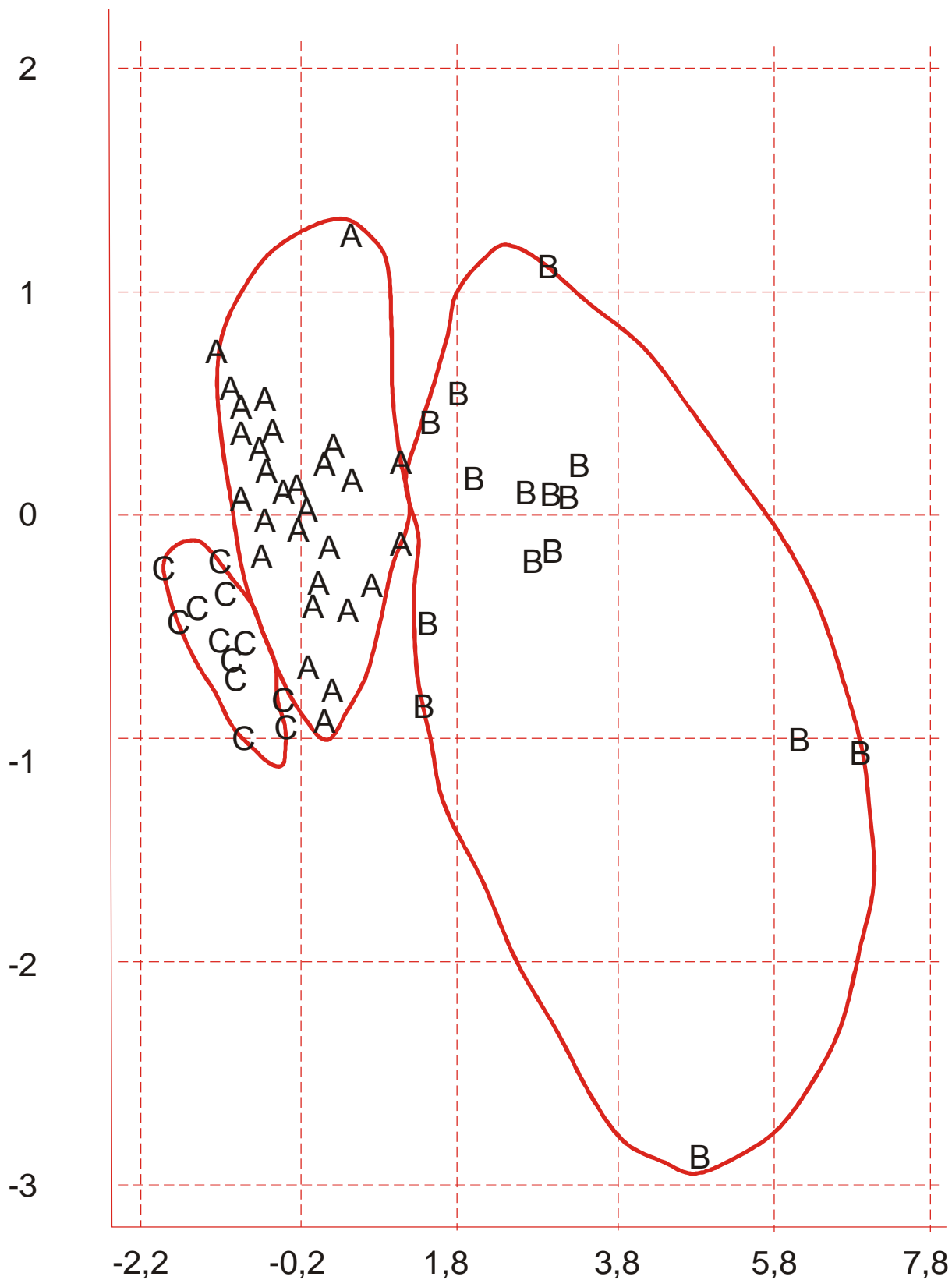


Рис. 1. Кластерная структура выборки растений сорта Крымский Степной, выявленная в анализе комплекса фенологических признаков

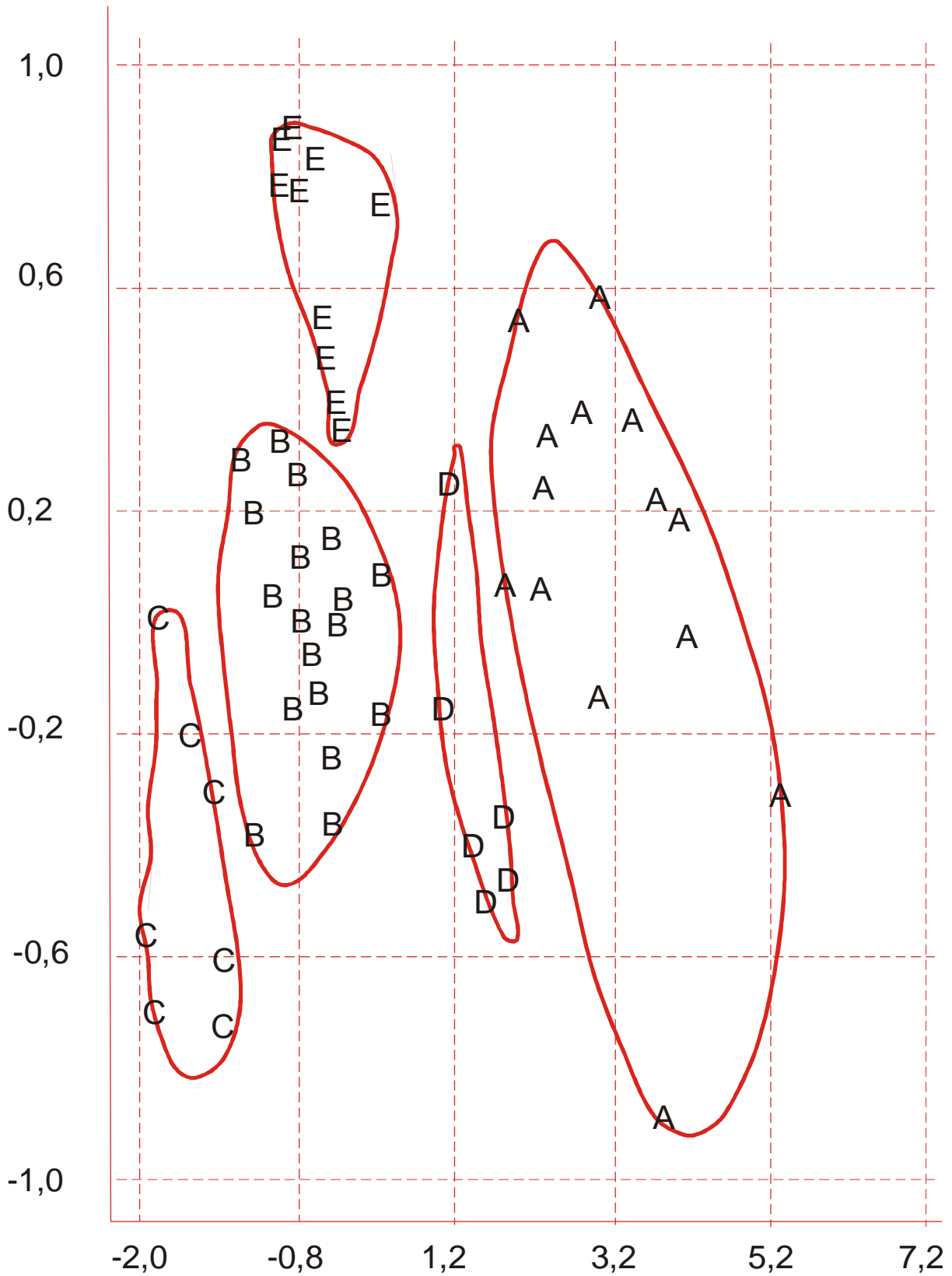


Рис. 2. Кластерная структура выборки растений сорта Трапезонд 15, выявленная в анализе комплекса фенологических признаков

Связь фенологического типа с морфологическими признаками исследована на перспективной линии (L2), полученной от скрещивания (Venki Heragovas × Басма) × Дюбек.

Задача исследования морфогенетических корреляций определила специфику подбора признаков для описания фенологического типа растений.

Анализ данных выполнен в три этапа. На первом из них проведена кластеризация 70 учтенных растений линии по фенологическому типу. На втором – выделенные по фенологическому типу кластеры сопоставлены между собой по отдельным морфологическим признакам. На третьем – кластеры сопоставлены по морфологическим индексам.

В основу кластерного анализа положен учет пяти фенодат: 1 – время достижения 15-м листом стандартного размера, 2 – время достижения 16-м листом стандартного размера; 3 – бутонизация, 4 – начало цветения, 5-начало созревания коробочек (ниже в тексте этого раздела нумерация фенодат сохраняется). Эти фенологические признаки объединены в интегральную характеристику фенологического типа – значения главных компонент.

Сходство растений оценено по евклидовым расстояниям в пространстве главных компонент. На основе матрицы парных евклидовых расстояний методом Уорда получена иерархическая структура – дендрит, разрезание которого на предварительно выбранном уровне сходства привело к выделению трех кластеров растений. Свойственная этим кластерам динамика прохождения фенофаз отражена на рис. 3.

Растения второго кластера быстрее проходят две первые фенофазы, относящиеся к вегетативному периоду развития, затем замедляются в генеративном периоде, пропуская вперед растения из кластера 3.

Детальному анализу морфологических различий между растениями из фенологически различных кластеров предшествовала проверка самого факта их существования. Самый простой подход заключался в сравнении трех выделенных кластеров по отдельным морфологическим характеристикам на последовательных фазах развития растений с использованием модели однофакторного дисперсионного анализа (табл. 3–4). В каждой из пяти фенофаз растение описано по пяти различным морфологическим признакам. Список морфологических признаков, измеренных в 1-й и во 2-й фенофазах, отличается от такового в 3-й, 4-й и 5-й фенофазах. Это отличие обусловлено особенностями развития табачных растений и самой методикой измерений.

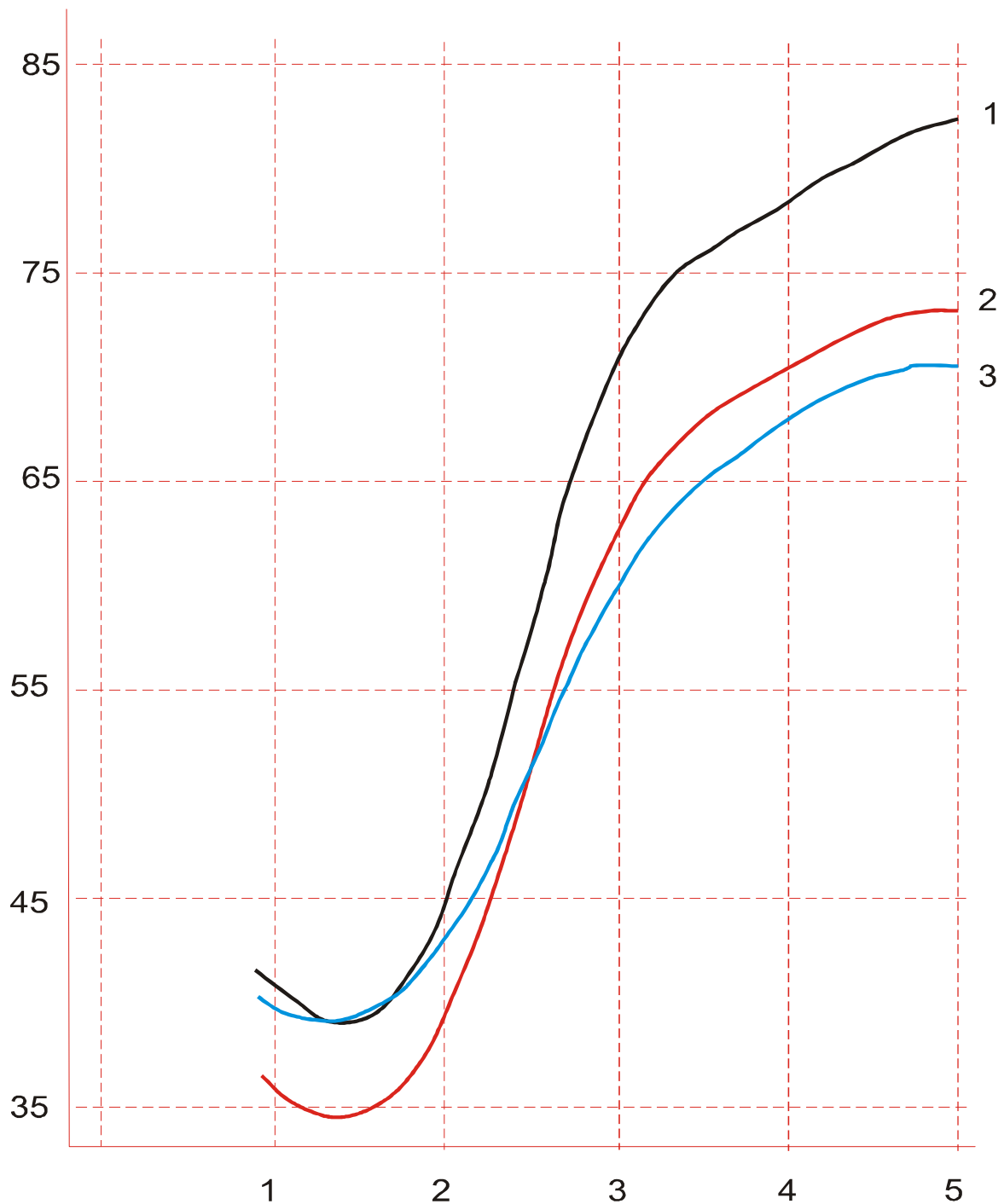


Рис. 3. Динамика прохождения фенофаз растениями табака

Примечание: абсцисса – порядковый номер фенофазы (1 – время достижения 15-м листом стандартного размера; 2 – время достижения 16-м листом стандартного размера; 3 – бутонизация; 4 – начало цветения; 5 – начало созревания коробочек). Ордината – число дней после высадки рассады. 1, 2, 3 – внутрисортные кластеры растений.

Таблица 3

Структура изменчивости морфологических признаков, измеренных в 1-й и 2-й фенофазах («время достижения 15-м листом стандартного размера»; «время достижения стандартного размера 16-м листом»)

Признаки	Доля дисперсии, % от общей	
	Первая фенофаза	Вторая фенофаза
Высота растения	20,5	12,0
Длина 14-го листа	0,0	0,0
Ширина 14-го листа	0,0	0,0
Длина 17-го листа	18,4	10,0
Ширина 17-го листа	17,0	12,4

Таблица 4

Структура изменчивости морфологических признаков, измеренных в третьей, четвертой и пятой фенофазах

Признаки	Доля дисперсии, % от общей		
	Бутонизация	Начало цветения	Начало созревания коробочек
Высота растения	15,4	15,6	12,4
Длина 9-го листа	0,0	0,0	8,3
Ширина 9-го листа	14,0	0,0	8,4
Длина 10-го листа	9,5	7,4	11,0
Ширина 10-го листа	11,6	7,4	10,5

Простая в методическом отношении проверка, выполненная в дисперсионном анализе, привела, однако, к трем важным заключениям:

- морфологические отличия растений из разных фенологических кластеров имеют место;
- эти различия формируются постепенно в онтогенезе растений;
- различия в большей степени затрагивают не линейные размеры органов, а их пропорции.

Из двадцати пяти дисперсионных анализов положительным результатом, то есть установлением достоверных межкластерных различий, завершилось восемнадцать. Есть случаи, когда при разной средней длине листа различия по его ширине отсутствуют. Если межкластерные различия установлены по линейным размерам только одного из листьев, то это всегда более поздно сформировавшийся лист. К окончанию вегетации, в пятой из фенофаз, достоверные различия между кластерами установлены по всем учтенным признакам.

Понятие «морфогенетические корреляции» означает взаимозависимость во внутренних факторах онтогенетического развития. Морфогенетические корреляции, безусловно, определяются генетически и проявляются в зависимости от различных морфогенетических процессов. Особый интерес к морфогенетическим корреляциям со стороны теории селекции объясняется тем, что крупные этапные селекционные достижения, как правило, состоят в коренном преобразовании системы соотносительного развития элементов фенотипа. Наиболее простой метод оценки сравнения морфогене-

тических корреляций основан на вычислении индексов, то есть соотношений значений двух или более признаков.

На основе комплекса учтенных морфологических признаков нами вычислена серия индексов, отражающих соотношения высоты растения, числа листьев и их относительных размеров. Всего изучена изменчивость 24 индексов.

Статистически достоверные межкластерные различия установлены по 13 индексам. На долю дисперсии «между кластерами» пришлось при этом от 0,3% до 16,9% общей дисперсии. Этот результат свидетельствует о различии морфогенетических корреляций у растений из различных фенологических кластеров. Связь фенологического типа и системы морфогенетических корреляций оценена с помощью анализа канонических корреляций. В анализ вовлечены 5 фенодат из 13 индексов, для которых установлены достоверные межкластерные различия. Число получаемых канонических корреляций равно числу признаков в меньшем множестве: в нашем случае – 5 (табл. 5).

Таблица 5

Характеристики внутрисортных канонических корреляций комплексов фенологических и морфологических признаков

Каноническая ось	Корреляция	χ^2	df	Вероятность нуль-гипотезы
1	0,807	136,8	65	0,00
2	0,693	73,7	48	0,010
3	0,518	34,8	33	0,383
4	0,449	16,2	20	0,706
5	0,214	2,8	9	0,072

Примечание: нуль-гипотеза состоит в предположении об отсутствии связи между комплексами признаков; она отвергается, если вероятность ниже 0,05.

Из таблицы видно, что две первые канонические оси исчерпали связь фенологического типа и морфологических индексов. Высокие коэффициенты корреляций (0,807; 0,693) свидетельствуют о сильной связи между характеристиками этих двух категорий.

В результате анализа связей комплексов фенологических, морфологических признаков и морфологических индексов установлено, что в исследованной линии есть, по крайней мере, три группы растений, различающихся темпом прохождения фенологических фаз. Фенологически различные группы растений обнаруживают и морфологические различия: по высоте растений, числу и размерам листьев. Эти различия формируются в соответствующие фазы развития растений. Морфологические различия между группами проявляются наиболее отчетливо при вычислении морфологических индексов – соотношений размеров растения и его органов. Это обстоятельство отражает связь типа сезонного развития с рисунком морфогенетических корреляций.

Принципы анализа генетической структуры сортов растений – самоопылителей определены еще в классической работе В. Иоганнсена «О наследовании в популяциях и чистых линиях» (1935), и заключаются в получении и сравнительном изучении «чистых линий» как потомств от индивидуальных растений.

Этот метод обладает высокой разрешающей способностью и полностью соответствует генетическому аспекту проблемы. Задачи селекции различных агрикультур, в том числе и табака, ориентированы, прежде всего, на преобразование не отдельных признаков, а всей системы фенотипа. Системный анализ изменчивости в последнее время все шире используется в генетической теории селекции, и можно ожидать, что соединение его с классическим методом «чистых линий» существенно расширит возможности изучения генетической структуры сортов.

Структура изменчивости отдельных морфологических признаков табака изучена на материале двух групп линий. Первая группа из 9-ти линий получена как потомства от индивидуальных растений линии №108 от гибридной комбинации (Venki Nersegovac × Басма) × Дюбек. Вторая группа из 13-ти линий получена из сорта старой селекции Дюбек Никитский 580. В каждой линии описано около 15 растений по 6-ти морфологическим признакам. Структура изменчивости отдельных морфологических признаков оценена в однофакторном дисперсионном анализе (фактор – принадлежность к линии) (табл. 6).

Данные, относящиеся к линиям №108, в целом свидетельствуют о низкой разрешающей способности анализа единичных признаков. По признаку «длина листа» различить линии не удалось. Сходная картина наблюдается и при группировке линий сорта Дюбек Никитский 580.

В целом, с учетом результатов сравнения линейных средних, исследование структуры изменчивости единичных признаков свидетельствует о его невысокой информативности в раскрытии генотипической гетерогенности сортов табака. По значениям отдельных морфологических признаков удается, как правило, различать лишь немногие линии.

Таблица 6

Структура изменчивости морфологических признаков линий табака различного происхождения

Признаки	Доля дисперсии, % от общей	
	Линии № 108	Линии Дюбек Н.580
Высота растения	15,4	2,4
Высота растения без соцветия	20,1	1,6
Число листьев	7,5	1,6
Длина листа среднего яруса	0,0	1,6
Ширина листа среднего яруса	11,1	7,9
Расстояние от основания листа до его максимальной ширины	3,7	2,9

Интегральная характеристика морфологического типа растений получена как линейная комбинация признаков – дискриминантная функция. Это позволило минимизировать внутрилинейную дисперсию комплекса признаков и на этом фоне точно оценить различия между линиями. В эффективности подхода убеждают данные табл. 7, свидетельствующие о хорошем разделении линий.

Из таблицы видно, что хорошая дифференциация линий обеспечивается уже первым двумя дискриминантными функциями, которые учитывают в совокупности 81,9% исходной дисперсии у линий №108 и 63% – у линий сорта Дюбек Никитский 580.

Таблица 7

Дискриминантный анализ изменчивости
комплекса морфологических признаков, дифференцирующий линии

Линии	Дискриминантная функция	Учтенная дисперсия %	χ^2	df	Вероятность нуль-гипотезы
№108	1	60,9	120,8	48	0,00
	2	21,0	53,6	35	0,023
	3	10,6	25,9	24	0,375
Дюбек Никитский 580	1	35,7	124,6	72	0,00
	2	27,3	81,4	55	0,012
	3	16,8	47,7	40	0,189

С целью оценить качество разделения линий и перспективу их группировки по интегральной характеристике морфологического типа растений, выполнен дисперсионный анализ значений I и II дискриминантных функций, завершённый ранговым тестом. Результаты дисперсионного анализа представлены в табл. 8.

Таблица 8

Дисперсионный анализ изменчивости значений I и II дискриминантных функций

Сорт	Дискр. функция	Изменчивость	df	mS	F	Дисперсия	Доля от общей дисперсии, %
108	Первая	Между линиями	8	10,9 6	10,16 *	0,70	41,20
		Остаточная	116	1,00	-	1,00	58,80
	Вторая	Между линиями	8	3,81	3,81*	0,20	16,70
		Остаточная	116	1,00	-	1,00	83,30
Дюбек Н. 580	Первая	Между линиями	12	3,70	3,71*	0,14	12,30
		Остаточная	235	1,10	-	1,10	87,70
	Вторая	Между линиями	12	2,89	2,89*	0,10	9,00
		Остаточная	235	1,00	-	1,00	91,00

Наиболее важным результатом дисперсионного анализа значений дискриминантных функций является очевидное увеличение вклада дисперсии «между линиями» по сравнению с вкладами единичных признаков. Так, например, наибольшее значение вклада межлинейной дисперсии в общую по линиям №108 установлено для признака «высота растения без соцветия» и составило 20,1%, что вдвое ниже, чем для значения интегральной характеристики. Такое же соотношение вкладов установлено и при анализе данных по сорту Дюбек Никитский 580.

Ортогональность пространства дискриминантных функций позволила оценить сходство линий по евклидову расстоянию между их центрами. Матрица парных евклидовых расстояний и послужила основой для кластеризации линий по критерию схождения средних значений комплекса признаков.

В обоих случаях выделено по три кластера линий. Состав кластеров для №108: (1,3,4),(2,5,7),(6,8,9). Для линий сорта Дюбек Никитский 580: (1,7,3,5), (17,21,23), (9,13,19,15,25,11). Качество полученного кластерного решения и, одновременно, достоинства интегральной характеристики морфотипа оценивались на этапе сравнения кластеров.

Особенно показательны результаты рангового теста (табл. 9).

Таблица 9

Ранговый тест на достоверность различий кластерных средних значений интегральной характеристики морфотипа

Группа линий	Номер кластеров	Среднее	Ранговый тест
№ 108	1	0,735	x
	2	0,244	x
	3	1,114	x
Дюбек Никитский 580	3	0,312	x
	2	0,043	x
	1	0,604	x

Из таблицы видно, что статистически достоверно различаются все выделенные кластеры.

Таким образом, в результате сравнения анализа внутрисортовой изменчивости отдельных морфологических признаков и интегральной характеристики растений табака установлено, что исследование изменчивости отдельных морфологических признаков табака не обеспечивает выявления генотипической гетерогенности его сортов даже в сочетании с обладающим высокой разрешающей способностью методом разложения сорта на линии. Вклад межлинейной изменчивости в общую дисперсию признака не превышает 20% от общей, а для ряда признаков – близок к нулю. Напротив, конструкция линейных комбинаций признаков, минимизирующих внутрелинейную изменчивость – дискриминантные функции, существенно увеличивает разрешающую способность анализа фенотипической изменчивости как основы выявления генотипической гетерогенности сорта. Вклад межлинейных различий в общую дисперсию значений дискриминантных функций возрастает до 40%. Кластерный анализ на основе измерения евклидовых расстояний между центрами линий в пространстве дискриминантных функций объединяет линии в группы, достоверно различающиеся между собой по значениям интегральной характеристики фенотипа. Различие линий, полученных из одного сорта по комплексу коррелированных признаков, служит прямым доказательством генетической обусловленности различий между группами растений, выделяемыми в системном анализе внутрисортовой изменчивости.

В целом по результатам исследования внутрисортовой изменчивости табака можно сделать следующее заключение. Табак обладает значительной внутрисортовой генотипической изменчивостью по ряду основных конституциональных признаков, в том числе по ряду хозяйственно ценных характеристик. Наиболее эффективным методом выявления внутрисортовой генотипической изменчивости табака является системный подход, реализованный с использованием адекватных методов многомерного статистического анализа.

Установленная связь морфологических признаков табака с фенологическим типом и морфологическими корреляциями свидетельствует о достаточности учета этих признаков для анализа внутрисортовой генотипической изменчивости сортов и дальнейшего сравнения по экологической пластичности.

2. МЕХАНИЗМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ ТАБАКА

В контексте нашей работы решение проблемы о природе пластичности табака означает анализ динамики внутрисортовой генотипической изменчивости сортов в различных условиях выращивания. Анализ проведен в три этапа. На первом – установлено, что преобразование генотипической структуры сорта является источником изменчивости комплекса его морфологических признаков при выращивании в различных условиях среды. Показано, что преобразование генотипической структуры выражается в динамике частот морф.

На втором этапе проведено сравнение линий, полученных из сорта Дюбек Никитский 580 по величине смещения комплекса из шести морфологических признаков в связи с изменением условий выращивания. Десять линий изучено в два различных года, 9 других – в двух различных географических зонах. Тот факт, что линии достоверно различаются между собой по величине смещения комплекса признаков, означает, что различные морфы, составляющие сорт, различаются по экологической пластичности как генетически различные группы растений.

На третьем этапе динамика частот внутрисортовых морф иллюстрирована на различных сортах, испытанных в трех различных географических зонах.

Динамика внутрисортовой изменчивости табака в различных условиях выращивания исследована на материале сорта Дюбек 33, выращиваемого последовательно четыре года (1989–1992). Каждый год высаживали от 6 до 8 делянок этого сорта, на каждой из которых описаны 10 растений по 9 морфологическим признакам.

Прежде всего, нами установлено, что сорт Дюбек 33 действительно изменяется по каждому из признаков в зависимости от года выращивания. Вклад дисперсии «между популяциями» варьировал от признака к признаку в широких пределах – от 0,4% до 78%.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа (фактор «год») изменчивости отдельных признаков оказались однотипными в том смысле, что для каждого из них установлен статистически достоверный эффект года посадки. Таким образом, подобранный экспериментальный материал вполне соответствовал задачам нашего исследования.

Кластеризация растений в каждой из четырех «годовых» популяций сорта Дюбек 33 по комплексу из 9 морфологических признаков проведена методом Уорда (рис. 4).

Во всех «годовых» популяциях выделено по 6 кластеров.

Следующим этапом анализа внутрисортовой изменчивости стала попытка идентифицировать гомологичные генотипические варианты в популяциях различного года выращивания. С этой целью проведен кластерный анализ всех морф, выделенных в сорте Дюбек 33 за все 4 года исследования. Морфы характеризованы средними значениями главных компонент (рис. 5).

Поскольку в пределах каждой из 4 годовых популяций было выделено по 6 морф, то для их идентификации мы разделили полученное иерархическое древо на 6 кластеров (50% уровень) (табл. 10).

Проведенный кластерный анализ позволил сопоставить эффекты влияния генетических факторов на структуру сортовой популяции с эффектами года. Если условия года абсолютно доминируют над генетическими источниками внутрисортовой изменчивости, то все морфы, выделенные в составе какой-либо годичной популяции, должны объединиться в одну группу (группа E). Четыре из шести выделенных групп (A-D) объединяют морфы как одной годичной популяции, так и гомологичные морфы из различных годовых популяций. Группа F составлена морфами трех годовых популяций.

В совокупности результаты кластерного анализа позволили нам составить таблицу 11, где генотипическая структура годовых популяций представлена в виде частот генотипических классов.

Полученные данные не оставляют сомнений в преобразовании генотипической структуры сорта в связи с изменением условий выращивания. Фенотипически это выражается в изменении частот различных морф растений в годовых популяциях.

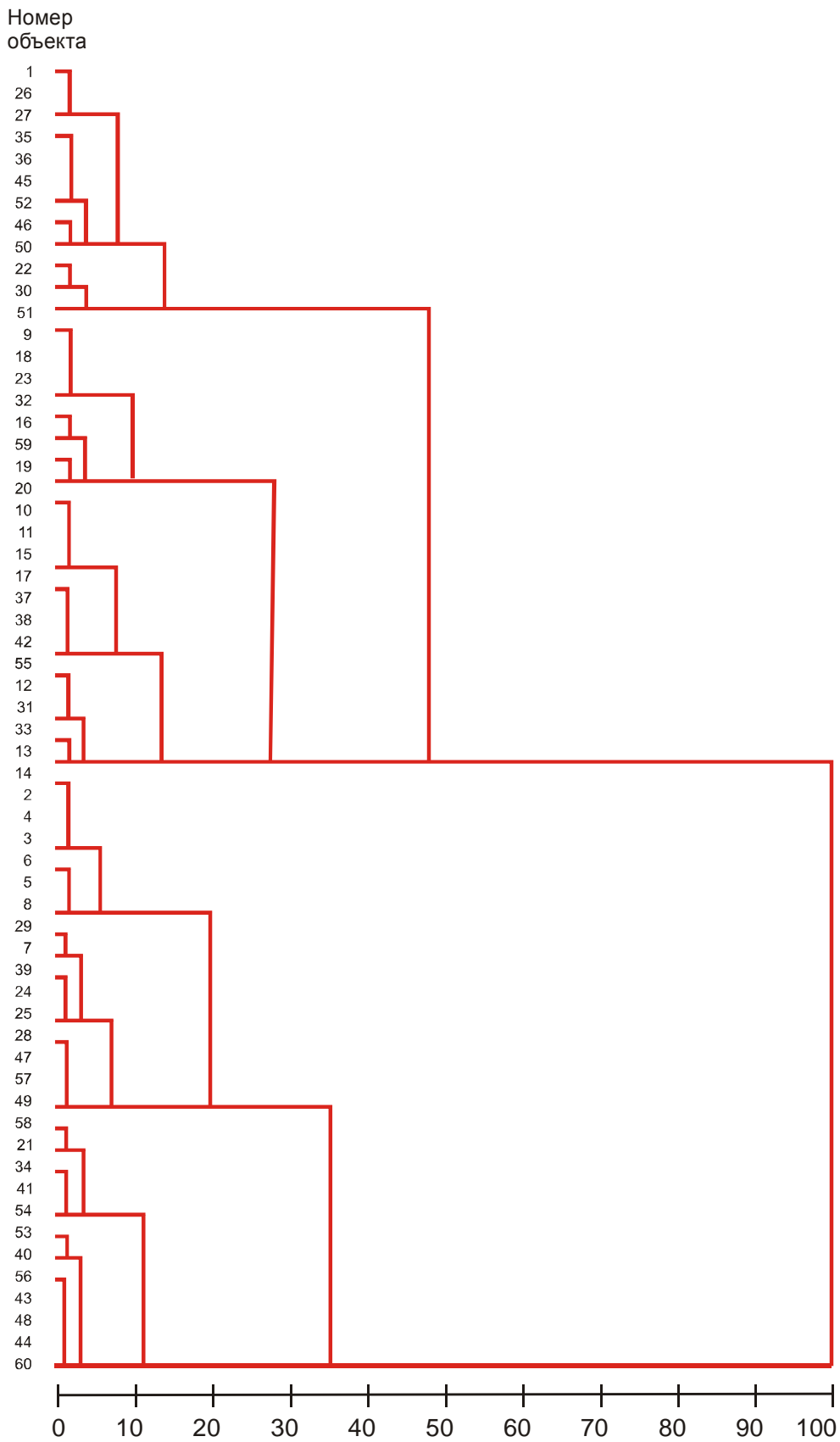


Рис. 4. Кластерный анализ годичной популяции Дюбек 33 1989 года посадки

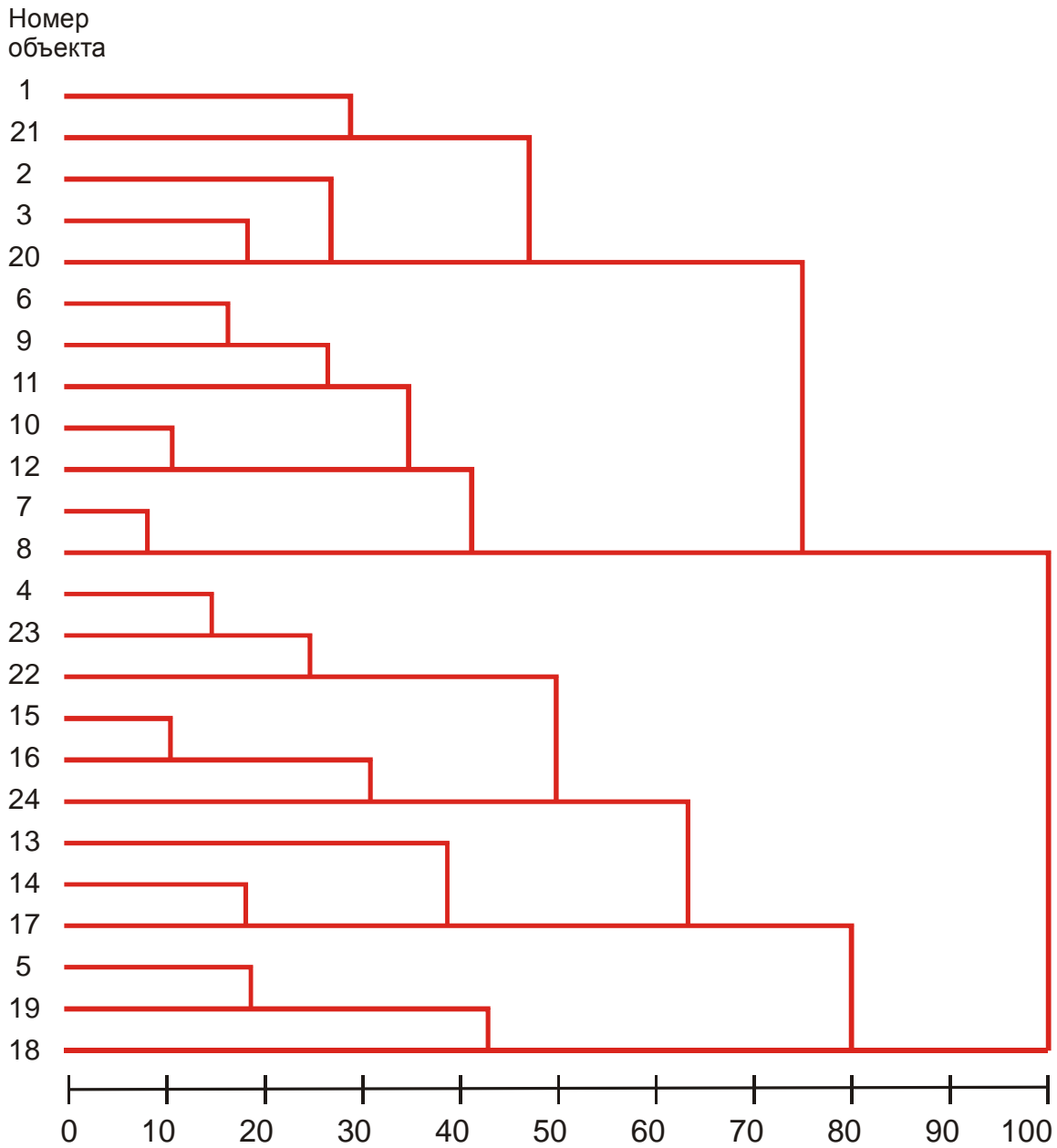


Рис 5. Кластерный анализ групп, выделенных внутригодичных популяций сорта
Примечание: группы (1-6) принадлежат популяциям 1989 г., (7-12) – 1990 г.,
 (13-18) – 1991 г., (19-24) – 1992 г.

Таблица 10

Кластерный состав годичных популяций сорта Дюбек 33

A	(1,2,3), (20,21)
B	(6), (7,8,9,10,11,12)
C	(4), (22,23)
D	(15,16), (24)
E	(13,14,17)
F	(5), (18), (19)

Примечание: №№ 1-6 (1989 г.), 7-12 (1990 г.), 13-18 (1991 г.), 19-24 (1992 г.).

Таблица 11

Структура «годовых» популяций сорта Дюбек 33 в частотах генотипических классов растений, выявленных системном анализе комплекса морфологических признаков

Индекс класса	Годичная популяция			
	1989 г.	1990 г.	1991 г.	1992 г.
A	33 (55,0)	0	0	16 (32,0)
B	12 (20,0)	80 (100,0)	0	0
C	7 (11,7)	0	0	20 (40,0)
D	0	0	20 (29,4)	6 (12,0)
E	0	0	39 (57,4)	0
F	8 (13,3)	0	9 (13,2)	8 (16,0)

Примечание: в скобках после абсолютной численности кластеров приведена его частота, %.

Материалом для исследования динамики комплекса морфологических признаков линий табака в зависимости от условий выращивания послужили 10 линий, полученных как потомство индивидуальных растений сорта Дюбек Никитский 580. Эти линии описаны за два года выращивания. В каждой линии оценено от 12 до 20 растений. Описание и сравнение линий проведено с использованием метода главных компонент (табл. 12).

Таблица 12

Евклидовы расстояния между центрами линий (Дюбек Никитский 580), установленные по данным описания растений в различные годы выращивания

Группы линий	№ линий	Евклидовы расстояния (усл.ед.)	Средние значения евклидовых расстояний по группам линий
Высокая пластичность	1	2,01	1,46±0,16
	4	1,66	
	6	1,12	
	7	0,96	
	8	1,73	
	9	1,3	
Низкая пластичность	2	2,91	3,11±0,12
	3	3,37	
	5	3,24	
	10	2,93	

Линии явно разделились на 2 группы: 1 – с высокой пластичностью (4 шт.), 2 – с низкой (6 шт.).

Средние значения евклидовых расстояний для двух выделенных групп линий составили: $1,46 \pm 0,155$ и $3,11 \pm 0,115$, соответственно. Различия между средними статистически достоверны ($t=8,5$; $p<0,01$).

Возможность выделить в пределах даже небольшого числа линий две достоверно различающиеся группы свидетельствует о высокой разрешающей способности использованного метода.

Исследование линейного материала Дюбек Никитский 580 в двух различных регионах показало аналогичные результаты. Все это является прямым до-

казательство того, что выделяемые внутри сортов генотипически различные морфы по-разному реагируют на изменение условий среды.

Предлагаемый метод выявления генетически обусловленной структуры сортов включает следующие статистические процедуры: построение ортогонального пространства главных компонент, измерение евклидовых расстояний между растениями сортовой выборки, кластерный анализ методом Уорда.

Для определения биологического статуса выделенных внутри сорта групп растений принципиально важны следующие их характеристики: число таких групп невелико; ни одна из них не представлена единичным экземпляром; морфологические различия групп распространяются как на средние значения, так и корреляционную структуру признаков. Но особенно важно, что выявленная структура сорта воспроизводится при свойственном табаку размножении самоопылением.

Сравнительный анализ данных экологического испытания сортов показал, что, по крайней мере, некоторые, а иногда и все морфы, найденные в сортовой выборке одного региона выращивания, обнаруживаются и выборке из другого региона (или другого года). Гомологию морф установили по результатам их кластерного анализа, где в качестве характеристик выступали векторы средних значений комплекса признаков (табл. 13 и 14). Для количественной оценки экологически обусловленных преобразований структуры сортов использован «показатель сходства популяций».

Таблица 13

Частота морф в сортах табака, выращенных в различные годы в условиях г. Краснодара

Обозначение морфы	Годы выращивания			Показатель сходства	Хи-квадрат; рНо
	1994	1995	1996		
Сорт Крымский Степной					
A1	6(12,2)	3(6,0)	12(24,0)	0,93±0,036	14,0; p<0,01
B1	14(28,6)	18(36,0)	14(28,0)	0,99±0,014	2,0; p >0,05
C1	16(32,6)	17(34,0)	13(26,0)	0,96±0,020	7,9; p<0,05
D1	13(26,6)	12(24,0)	11(22,0)		
Сорт Дюбек Никитский 580					
A2	12(25,5)	16(32,0)	8(16,7)	0,99±0,014	2,0; p >0,05
B2	13(27,6)	10(20,0)	16(33,3)	0,99±0,014	1,9; p >0,05
C2	15(31,9)	15(30,0)	14(29,2)	0,99±0,014	1,9; p >0,05
D2	7(15,0)	9(18,0)	10(21,0)		

Примечания: 1) Здесь и в табл. 13, в скобках после абсолютного числа растений приведена частота морфы (%); 2) первым приведен показатель сходства сортовых популяций 1994 и 1995 гг., третьим – 1995 и 1996 гг.; 3) рНо – вероятность нуль-гипотезы об отсутствии различий между распределениями частот морф в выборках разных лет выращивания; 4) индексы 1 и 2 при обозначении морф отражают различие сортов.

Таблица 14

Частота различных морф в сортах табака, выращенных в различных по условиям регионах

Обозначение морфы	Годы выращивания			Показатель сходства	χ^2 ; рНо
	Ялта	Лагодехи	Краснодар		
Сорт Подольский 23					
A1	0(0,0)	0(0,0)	6(13,0)	0,85±0,038	16,1; p<0,01
B1	11(22,9)	15(30,0)	15(32,6)	0,79±0,043	20,6; p<0,01
C1	12(15,0)	18(36,0)	10(21,8)	0,92±0,031	9,1; p<0,05
D1	12(25,0)	17(34,0)	15(32,6)		
E1	13(27,1)	0(0,0)	0(0,0)		
Сорт Остролист 215					
A2	12(24,0)	9(20,4)	10(20,0)	0,74±0,050	28,4; p<0,01
B2	8(16,09)	0(0,0)	11(22,0)	0,99±0,014	2,6; p>0,05
C2	14(28,0)	8(18,2)	11(22,0)	0,75±0,041	27,7; p<0,01
D2	16(32,0)	15(34,1)	18(35,0)		
E2	0(0,0)	12(27,3)	0(0,0)		
Сорт Трапезонд 219					
A3	16(32,0)	12(24,0)	11(22,9)	0,97±0,024	6,1; p<0,05
B3	17(34,0)	28(56,0)	14(29,2)	0,98±0,020	3,9; p>0,05
C3	17(34,0)	10(20,0)	23(47,9)	0,94±0,034	11,7; p<0,01
Сорт Крупнолистный Б-3					
A4	6(12,0)	7(14,0)	14(28,0)	0,99±0,014	2,0; p>0,05
B4	10(20,0)	15(30,0)	16(32,0)	0,95±0,031	10,0; p<0,01
C4	15(34,0)	16(32,0)	10(20,0)	0,97±0,024	6,0; p>0,05
D4	19(38,0)	12(24,0)	10(20,0)		

Примечание. Первым приведено значение показателя сходства при сравнении выборок из Ялты и Лагодехи; вторым – Ялты и Краснодара; третьим – Лагодехи и Краснодара.

Из результатов вычисления показателя сходства популяции и его оценки по критерию χ^2 видно, что у сорта Крымский Степной достоверно различаются по частотам морф две из трех сопоставленных сортовых выборок. У сорта Подольский 23 – все три. У сортов Остролист 215 и Трапезонд 219 – две из трех. Из сорта Крупнолистный Б-3 достоверные различия в структуре обнаружены между сортовыми выборками из Ялты и Краснодара. Только сорт Дюбек Никитский 580 показал отсутствие различий между распределениями частот морф в выборках различных лет выращивания.

Таким образом, природа пластичности табака заключается в динамике частот генотипически различных морф в связи с изменением условий выращивания сорта. Однако новизна полученного результата не ограничивается доказательством этого фундаментального положения. Примененный метод позволил количественно оценить преобразование структуры сорта и, тем самым, создать основу оценки роли популяционного гомеостаза как механизма экологической пластичности.

Пластичность табака есть свойство сортов линий, характеризуемой сравнительной оценкой изменчивости комплексов селекционно-значимых признаков в различных условиях выращивания, природой которого является динамика частот генотипически различных морф.

3. МЕТОД ОЦЕНКИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ ТАБАКА

Метод оценки экологической пластичности табака разработан и реализован на материале четырех сортов табака, относящихся к различным сортотипам: Дюбек Никитский 580, Крымский Степной, Остролист 450, Шегиновац и девяти линий (потомств индивидуальных растений) сортообразца №108, выделенного из потомства гибридной комбинации (Venki Hersegovac × Басма) × Дюбек. Экспериментальная часть работы проведена в период с 1995 по 1997 гг. на полевых участках ВНИИТТИ г. Краснодара (Россия), института сахарной свеклы г. Алексинац (Югославия), опытно селекционной станции г. Бачко Петровац (Югославия).

Приступая к анализу данных экологических испытаний, надлежит, прежде всего, убедиться в наличии генетически детерминированных различий по каждому из признаков в изученных сортовых популяциях.

Необходимым этапом оценки экологической пластичности табака является анализ внутрисортовой и внутрелинейной изменчивости по комплексу селекционно-ценных признаков, поскольку основной механизм экологической пластичности представляет собой динамика генотипической структуры сортов в различных условиях выращивания. Анализ генетической гетерогенности сортовых популяций самоопылителей, в том числе и табака, открывает перспективу обогащения исходного материала за счёт выявления его генетического разнообразия при разложении сорта на линии.

Последним главным этапом анализа результатов экологических испытаний сортов и линий табака является их сравнительная оценка по экологической пластичности. Метод оценки пластичности табака основан на использовании процедур многомерного шкалирования. Использование многомерного шкалирования для оценки экологической пластичности табака в сравнении с другими методами многомерной статистики даёт рядом преимуществ. Используемые до сих пор в нашей работе методы, например, метод главных компонент и дискриминантный анализ основаны на получении линейных комбинаций признаков. В отличие от них многомерное шкалирование позволяет работать непосредственно с признаками в любом их сочетании, в том числе и с отдельными селекционными характеристиками.

Метод многомерного шкалирования проще иных многомерных статистических методов, поскольку предполагает меньшее число этапов статистического анализа и меньшее число предварительно налагаемых ограничений. Методы, основанные на получении линейных комбинаций признаков, показали свою эффективность в системном анализе изменчивости комплекса коррелированных признаков, в частности, в решении задачи определения механизма экологической пластичности табака, что означает выявление внутрисортовой и внутрелинейной изменчивости по комплексу признаков и анализ ее динамики в зави-

симости от условий среды. Применение многомерного шкалирования в методическом единстве с оценкой внутрисортовой генотипической структуры табака и ее динамики в различных условиях выращивания составляет генетически обоснованный и эффективный метод сравнительной оценки пластичности.

Достоверность различий средних значений морфологических и фенологических признаков между сортами и линиями оценена в дисперсионном анализе (факторы: сорт, условия выращивания, линия). По всем данным установлено достоверное влияние каждого из факторов (сорт, условия выращивания, линия).

В целом сорта и линии составленной выборки достаточно разнообразны по средним значениям морфологических и фенологических признаков, по уровню их внутрисортовой изменчивости, чтобы служить объектом изучения экологической пластичности табака.

Кластеризация сортов и линий табака проведена по методу Уорда. Корректность проведенной внутрисортовой и внутрелинейной кластеризации растений проверена и оценена в дискриминантном анализе выделенных кластеров.

В табл. 15 представлены число выделенных кластеров растений и оценка корректности кластеризации (в процентах) для каждого исследованного сорта и каждой линии табака.

Таблица 15

Число внутрисортовых и внутрелинейных кластеров, корректность кластеризации исходного материала для селекции табака

Сорт	Число кластеров	Процент правильных отнесений
Шегиновац	4	100
Остролист 450	5	90,8
Дюбек Никитский 580	4	100
Крымский Степной	4	95,2
L	5	100
L1	7	100
L21	5	100
L27	4	98,9
L49	2	100
L53	4	100
L88	2	100

Из девяти изученных линий кластеризация растений проведена только для семи из них. Две линии L96 и L99 не имели достаточной выборки растений для проведения кластеризации.

Таким образом, в сортах и линиях табака выделено по несколько различных кластеров. Число таких кластеров невелико (от 2-х до 7-ми). Эти кластеры различаются средними значениями признаков, а также их корреляционной структурой.

Оценка экологической пластичности сортов и линий проведена, с использованием процедур многомерного шкалирования. Цель процедур, составляющих многомерное шкалирование, состоит в том, чтобы отобразить информацию

о конфигурации точек, заданную матрицей различий (близостей), в виде геометрической конфигурации из «n» точек в многомерном ортогональном пространстве. Это отображение достигается путем приписывания каждому из объектов наблюдения q-мерного вектора, характеризующего его количественные показатели.

Компоненты этих векторов определяются таким образом, чтобы расстояния между точками в пространстве отображения в среднем мало отличались от исходной матрицы порядковой близости в смысле некоторого критерия. При этом важно отметить, что метод многомерного шкалирования может быть использован практически для любого типа меры близости (различия).

В нашем случае в качестве матриц близости использовались общие матрицы парных корреляций морфологических признаков анализируемых сортов и линий. При этом исходная информация о близости исследуемых объектов (в данном случае о корреляции признаков), в результате применения процедуры многомерного шкалирования, была представлена в виде множества точек в пространстве небольшой размерности, что позволило получить наглядное представление о структуре признаков.

Особенно важно, что порядок близости (корреляции) между признаками был представлен теми же порядками расстояний между ними в метрическом пространстве. Это позволило вычислить меру экологической пластичности сортов в виде суммы расстояний соответствующих признаков в разных условиях выращивания. Для каждого сорта (линии) вычислялось расстояние в полученном метрическом пространстве между одинаковыми признаками в разных условиях выращивания. Полученные расстояния суммировались. Это сумма и рассматривалась как мера экологической пластичности сорта (линии).

В таблицах 16 и 17 приведены расстояния и их суммы, вычисленные по результатам шкалирования для сортов и линий табака, выращенных в разных условиях. Сопоставление полученных сумм позволяет сделать вывод о том, что сорта и линии различаются по пластичности: из сортов наиболее пластичным оказался сорт Остролист 450, из линий – L53.

Таблица 16

Расстояния между одинаковыми признаками и их суммы, вычисленные по результатам многомерного шкалирования сортов табака

Признаки	Сорта			
	Шегиновац	Дюбек Никитский 580	Остролист 450	Крымский степной
Высота растения (см)	1,896	1,525	1,385	1,554
Число листьев (шт)	1,554	1,355	1,660	1,373
Длина листа среднего яруса	1,777	1,645	1,160	1,437
Ширина листа среднего яруса	1,666	1,422	1,207	1,421
Расстояние от основания листа до его максимальной ширины	1,475	1,903	1,191	1,600
Сумма	8,369	7,850	6,542	7,386

Таблица 17

Расстояния между одинаковыми признаками и их суммы, вычисленные по результатам многомерного шкалирования линий табака

Признаки	Линии						
	L	L1	L21	L27	L49	L53	L88
Высота растения (см)	1,358	1,216	0,885	1,745	1,777	1,312	1,961
Число листьев (шт)	1,652	0,998	1,339	1,472	1,336	1,097	1,152
Длина листа среднего яруса	1,714	1,319	1,725	0,919	1,910	1,002	1,871
Ширина листа среднего яруса	1,722	1,455	1,514	1,174	1,806	1,018	1,456
Расстояние от основания листа до его максимальной ширины	1,734	1,432	1,564	1,254	2,036	0,821	1,793
Сумма	8,179	6,400	7,026	6,563	8,864	5,250	8,233

В целом метод оценки экологической пластичности табака состоит из трех основных этапов. Во-первых, анализ генетически детерминированных различий по каждому из признаков в изученных сортовых популяциях. Этот этап предполагает ответ на вопрос о соответствии конкретного списка интересующих признаков задаче по оценке экологической пластичности и самой логике системного подхода. В нашем случае изученные четыре сорта и девять линий достаточно разнообразны по средним значениям морфологических и фенологических признаков, чтобы служить объектом изучения пластичности. Во-вторых, системный анализ внутрисортовой или внутрелинейной изменчивости по комплексу селекционно-значимых признаков, поскольку основным механизмом пластичности табака является динамика генотипической структуры в различных условиях выращивания. Этот этап открывает перспективу обогащения исходного материала за счет разложения его на линии. В данном конкретном случае, системный анализ комплекса морфологических признаков в сортах и линиях выявил от 2-х до 7-ми четко различимых кластеров. В-третьих, сравнительная оценка сортовых популяций табака по экологической пластичности с использованием методики многомерного шкалирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Прежде чем перейти к основным выводам, следует в самом общем виде изложить логику всего проведенного исследования, ещё раз обратить внимание на его методологическую основу.

Первоначально, в соответствии с темой исследования и его основной целью, определено понятие «экологическая пластичность», рассмотрены основные предпосылки изучения её механизмов и создания новых методов оценки. У табака, как и у других культурных растений, под экологической пластичностью принято понимать способность сортов и гибридов сохранять стабильность заданных хозяйственно ценных характеристик в изменяющихся условиях выращивания.

Выявлены три основные группы предпосылок к работе.

Во-первых, с самого начала популяционных исследований создавались и создаются различные методы оценки экологической пластичности культурных растений.

Во-вторых, известно два механизма, обеспечивающих стабильность популяций в меняющихся условиях среды:

– реакция отдельных генотипов или групп особей одного генотипа (гомеостаз развития);

– изменение генотипического состава популяции в различных условиях (генетический гомеостаз).

В-третьих, системный анализ комплекса коррелированных признаков растительных популяций, в том числе и сортов табака, уже показал себя эффективным инструментом вскрытия структуры изменчивости конституциональных признаков без анализа потомства.

Рассмотрение методов оценки экологической пластичности сортов выявило недостаточность разработки этой проблемы, прежде всего в теоретическом аспекте. Например, ни один из известных методов не содержит даже в неявном виде каких-либо генетических знаний о природе пластичности. Оценка пластичности ранее известными методами с применением различных модификаций дисперсионного и регрессионного анализа оперируют изменениями средних значений хозяйственно ценных признаков, которые в свою очередь, являются лишь опосредованным отражением механизмов экологической пластичности.

Применение системного подхода позволило определить природу пластичности табака и перейти от констатации следствий к анализу причины изучаемого явления. Системный анализ комплекса признаков с заведомо различным уровнем генетической детерминации – путь к характеристике генотипа как целого и, далее, к решению задач различения генотипов по фенотипу.

Основной целью работы явилось выявление механизмов экологической пластичности табака; сравнительная оценка экологической пластичности сортов и линий табака, учитывающая природу этого свойства и ориентированного на решение практических задач по изучению, сохранению и эффективному использованию внутрисортного разнообразия табака.

Основу системного подхода составляет дедуктивная логика, в соответствии с которой выстроено всё исследование. По рассмотрению основных предпосылок и определения цели работы, была сформулирована рабочая гипотеза. Из гипотезы выведены следствия, предполагающие ясную экспериментальную проверку.

Рабочая гипотеза заключалась в том, что пластичность табака есть свойство сортов и линий, характеризующее сравнительной оценкой изменчивости комплексов селекционно-ценных признаков в различных условиях выращивания, природой которого является динамика частот генетически различных морф. Вслед за Дж. Гексли понятием «морфа» обозначины генетические варианты, встречающиеся в популяции и находящиеся во временном или постоян-

ном равновесии. Как механизм пластичности, интерес представлял, прежде всего, генетический гомеостаз, поскольку именно внутрисортная генотипическая является важнейшим предметом эколого-генетического мониторинга, направленного на эффективное использование, сохранение и изучение растительных ресурсов.

Сформулировано два основных следствия из рабочей гипотезы:

- системный анализ есть эффективный метод оценки внутрисортной изменчивости по комплексу селекционно-ценных признаков и её динамики в различных условиях выращивания;

- преобразование генотипической структуры сорта выражается в динамике частот морф.

Экспериментальная часть работы была направлена на проверку всей системы следствий рабочей гипотезы. Проверки в полной мере показали справедливость всех исходных предположений.

Достоверность и универсальность выводов обеспечены выбором исходного материала, ориентированного на достаточно полное отражение внутривидового разнообразия табака, представленного в имевшейся Мировой коллекции, по трём основным группам конституционных признаков, характеризующих размеры табачных растений, темп и тип их развития.

На завершающем этапе анализа результатов экологических испытаний сортов и линий табака проведена их сравнительная оценка по экологической пластичности. Метод сравнительной оценки должен был позволить работать непосредственно с признаками в любом их сочетании, в том числе и с отдельными селекционными характеристиками. Это тем более важно, поскольку понятие «экологическая пластичность» характеризует не сорт вообще, а комплекс тех или иных его селекционно-ценных признаков и отдельных показателей.

Всем поставленным задачам и требованиям соответствовал метод многомерного шкалирования, с помощью которого мы провели сравнительную количественную оценку сортов и линий табака по экологической пластичности.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что эффективным методом, позволяющим выявить генотипическую структуру сортовых популяций табака без анализа по потомству, является системный анализ биологически обоснованно подобранных комплексов коррелированных селекционно-ценных признаков.

2. Впервые для табака, на примере фенологического типа разработан метод выявления растений с генетически обусловленными различиями, состоящий из трёх этапов:

- учёт комплекса фенологических признаков, объединение фенологических признаков в линейные комбинации – главные компоненты;

- вычисление значений главных компонент для каждого из изученных объектов (сорта, линии, индивидуальные растения);

- исследование распределения (ординации) объектов в пространстве главных компонент, значения которых являются координатами объектов, с после-

дующей их кластеризацией на основе оценки расстояний между соответствующими точками.

3. Определено, что растения с генетически обусловленными различиями составляют морфы – элементы структуры сортовых популяций. Морфы различаются темпом прохождения фенологических фаз, то есть по фенологическому типу. Во всех изученных сортах и линиях (потомства индивидуальных растений) число выявленных морф варьирует от 3-х до 7-ми.

4. Установлено, что морфы, выявляемые в сортовых популяциях табака по фенологическому типу, различаются по своим морфологическим характеристикам. Эти различия формируются в онтогенезе растений постепенно и затрагивают в большей степени не линейные размеры органов, а их пропорции. Морфологические различия между морфами отчётливо проявляются при вычислении морфологических индексов – соотношений различных морфологических характеристик, что отражает связь фенологического типа с морфогенетическими корреляциями.

5. Установлено, что для описания генотипической изменчивости сортовых популяций табака и дальнейшего их сравнения по экологической пластичности достаточен учёт морфологических признаков, поскольку выявлена их связь, как с фенологическим типом, так и морфогенетическими корреляциями.

6. Выявлено, что линии, полученные от разных морф сортовых популяций табака, как потомства индивидуальных растений, достоверно различаются между собой по комплексам селекционно-ценных признаков. Этот факт является прямым доказательством генетической обусловленности различий между морфами, выделяемыми в системном анализе внутривидовой изменчивости табака.

7. Определено, что описание изменчивости табака по отдельным морфологическим признакам недостаточно для выявления генетической гетерогенности сортовых популяций даже в сочетании с, обладающим высокой разрешающей способностью методом разложения сортов на линии. Вклад межлинейной изменчивости в общую дисперсию признака не превышает 20%, а для ряда признаков – близок к нулю. Напротив, описание внутрисортной изменчивости в рамках системного подхода, использование конструкции линейных комбинаций признаков, как интегральной характеристики растений, существенно увеличивает разрешающую способность анализа генотипической изменчивости как основы выявления генотипической структуры сортовых популяций. В этом случае вклад межлинейных различий в общую дисперсию возрастает до 40%.

8. Установлено, что генетически обусловленная внутрисортная изменчивость (подразделённость на морфы) представляет собой универсальное свойство табака. Она установлена по всем основным группам конституциональных признаков (фенологический тип, морфологический тип, морфогенетические корреляции) на материале 13-ти сортотипов, представляющих большую часть всего внутривидового разнообразия *Nicotiana tabacum*. L. Преобразование гено-

типической структуры является источником морфологической изменчивости сортовых популяций табака.

9. Установлено, что выделяемые внутри сортовых популяций генотипически различные морфы по-разному реагируют на изменения условий внешней среды, то есть различаются по экологической пластичности. Линии, полученные из одной сортовой популяции, различаются по величине смещения вектора средних значений комплекса морфологических признаков при выращивании в различных экологических условиях. По евклидовым расстояниям между центрами выборок из различных регионов или лет выращивания, линии табак образуют достоверно различающиеся группы.

10. Выявлены два механизма экологической пластичности табака – реакция отдельных генотипов на изменяющиеся условия внешней среды (гомеостаз развития), и динамика генотипической структуры сортовых популяций в различных условиях выращивания (генетический гомеостаз). Фенотипически это выражается в изменении частот морф при выращивании в различных регионах и в различные годы.

11. Определено, что экологическая пластичность табака представляет собой свойство сортовых популяций, характеризуемое в сравнительной оценке изменчивости комплекса селекционно-ценных признаков в различных условиях выращивания. Природой экологической пластичности табака является динамика частот генотипически различных морф. Экологическая пластичность сорта тем выше, чем меньше изменчивость комплекса его селекционно-ценных признаков в различных условиях выращивания по сравнению с другими сортами исследуемой выборки.

12. Разработан метод сравнительной оценки экологической пластичности сортовых популяций табака, включающий три основных этапа исследований изменчивости комплексов признаков:

– анализ генетически детерминированных различий по каждому из признаков в изученном селекционном материале, с целью установления соответствия конкретного списка интересующих признаков задаче оценки пластичности и самой логике системного подхода;

– системный анализ внутрисортовой или внутрелинейной изменчивости по комплексу селекционно-значимых признаков, что, в том числе открывает перспективы обогащения исходного материала за счёт разложения его на линии;

– сравнительная оценка селекционного материала табака по экологической пластичности с использованием методики многомерного шкалирования.

Этот метод позволяет работать с селекционно-ценными признаками в любом их сочетании, в том числе, и с отдельными характеристиками.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

I. Статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ на соискание ученой степени доктора биологических наук:

1. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А. Фенологический тип растений как предмет генетических исследований // Генетика. 1991. № 8. Т. 27. С. 1379–1387.
2. Соловьев В.А., Соловьева Л.П., Шпаков А.Э. Принципы организации геологических и биологических систем // Экологический вестник научных центров черноморского экономического сотрудничества (Приложение, ISSN 1729-5459). Краснодар, 2004. С. 120–128.
3. Шпаков А.Э. Экологически обусловленные преобразования структуры сортов растений-самоопылителей на примере *Nicotiana tabacum L.* // Проблемы региональной экологии. 2007. № 4. С. 55–58.
4. Шпаков А.Э. Системный анализ внутрисортной изменчивости растений самоопылителей на примере *Nicotiana tabacum L.* // Проблемы региональной экологии. 2007. № 5. С. 57–60.
5. Шпаков А.Э. Экология, нравственность и проблема целостности современного естествознания // Проблемы региональной экологии. 2009. № 1. С. 162–169.
6. Шпаков А.Э., Климова К.Г. Тихонова А.И. Системный анализ структуры изменчивости природных популяций шалфея пустынного (*Salvia deserta Schang*) // Проблемы региональной экологии. 2009. № 3. С. 85–87.
7. Шпаков А.Э., Тихонова А.И. Климова К.Г. Динамика структуры популяций вида Дубровник обыкновенный (*Teucrium chamaedrus L.*) в различных экологических условиях // Проблемы региональной экологии. 2009. № 5. С. 72–75.
8. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А. Сравнительная оценка сортовых популяций табака по экологической пластичности // Юг России: экология, развитие. 2010. № 1. С. 48–52.
9. Шпаков А.Э. Генотипическая изменчивость сортовых популяций табака и методы ее изучения // Проблемы региональной экологии. 2010. № 3. С. 48–59.
10. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А. Генотипическая изменчивость сортовых популяций табака по экологической пластичности // Юг России: экология, развитие. 2010. № 2. С. 36–41.
11. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А. Эколого-генетический мониторинг сортовых и природных растительных популяций // Юг России: экология, развитие. 2010. № 2. С. 27–35.

II. Прочие научные публикации:

12. Шпаков А.Э., Миронов Е.К. Изменчивость длины вегетационного периода табака // Технические культуры. М.: «Агропромиздат», 1988. № 6. С. 40–41.
13. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А., Дробышев В.В. Природа пластичности табака // Ботаника, генетика и селекция технических культур: Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. ВИР, 1999. Т. 156. С. 111–116.
14. Мамотова Е.Л., Шпаков А. Э., Волчков Ю.А. Преобразование структуры сорта табака, обусловленное изменением условий выращивания // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар: Кубан. гос. ун-т, 1997. С. 282–285.

15. Шпаков А. Э., Волчков Ю.А., Метод оценки экологической пластичности табака // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар: Кубан. гос. ун-т, 2006. С. 19–25.
16. Соловьёв В.А., Соловьёва Л.П., Шпаков А.Э. Биостратиграфические модели осадочной оболочки земли и гипотеза Ч. Дарвина // Народное образование. 2008. № 2. С. 247.
17. Шпаков А.Э. Единство мира и целостность человека // В сб.: «Синергетика образования». М.; Ростов н/Д, 2005. Вып. V. С. 211–221.
18. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А., Иваницкий К.И. Сопряжённая изменчивость конституциональных признаков табака // Сб. науч. трудов института ГНУ ВНИИТТИ. Краснодар: «Просвещение-Юг», 2009. С. 193–199.
19. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А., Иваницкий К.И. Экологическая пластичность табака // Сб. науч. трудов института ГНУ ВНИИТТИ. Краснодар: «Просвещение-Юг», 2009. С. 199–210.
20. Шпаков А.Э. Метод сравнительной оценки экологической пластичности растений-самоопылителей на примере табака (*Nicotiana tabacum* L.). Краснодар: ГНУ ВНИИТТИ Россельхозакадемии, 2009. 22 с.
21. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А. Сопряжённая изменчивость фенологического типа и признаков – компонент продуктивности в коллекции табака. Деп. в ВИНТИ. №1838-B88. 1988. 25 с.
22. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А. Системный анализ изменчивости фенологического типа растений на примере коллекции табака. Деп. в ВИНТИ. №1839-B88. 1988. 17 с.
23. Мамотова Е.Л., Шпаков А.Э., Горшкова В.В., Волчков Ю.А. Экологически обусловленные преобразования структуры сортов табака. Деп. в ВИНТИ. №1423-B97. 19 с.
24. Shpakov A., Pesic V., Radeckij V., Voltchkov J. Ecological stability aspects in evaluating genetic resources of tobacco varieties // 2nd International Crop Science Congress (November 17–24). New Dehly – India, 1996. P. 1150.
25. Shpakov A., Pesic V., Voltchkov J. Genetic heterogeneity and ecological stability of tobacco varieties // CORESTA – Oxford – England, 1995. P.26.
26. Shpakov A., Pesic V., Voltchkov J. Cultivar variability of the phenologikol properties variability of tobacco // CORESTA – Yokohama – Japan (November 3–8), 1996. P.34.
27. Shpakov A., Pesic V., Voltchkov J., Jovanovic B. Sortvariability of tobacco phenologikol characteristics // 18th Symposium on tobacco (24–26 Septembra). Ohrid – Macedonia, 1997. P. 41.
28. Шпаков А.Э., Пешич В.В., Волчков Ю.А. Генетичка хетерогеност и екологика пластичност сората дувана // I Югословенско советованье о производњи и преради дувана (Ниш, 19–20 септембра). 1995. С. 35.
29. Shpakov A., Pesic V., Sabovljevic R., Voltchkov J., Stancic J. Comporative variability of the phenotype and properties – components of productivity in a collection of tobacco // 17th Symposium on tobacco. Ohrid – Macedonia (27–29 септембра). 1995, P. 55.
30. Шпаков А.Э. Системный подход в анализе изменчивости фенологического типа растений (на примере коллекции табака) // V Всесоюзный съезд ВОГиС им. Н.И. Вавилова (24–28 ноября 1987 г., Москва). Тезисы докладов. Т. 4: Генетика и селекция растений. С. 307.

31. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А. Выявление генетических систем типа сезонного развития на основе исследования коллекции сортов табака // Второе всесоюзное совещание «Генетика развития» (29–31 августа 1990 г., Ташкент). Тезисы докладов. Т. 1 (часть II): Генетика развития растений и животных. С. 194–195.

ШПАКОВ Александр Эдуардович

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Сдано в набор 12.05.2010. Подписано в печать 12.05.2010. Формат 60×84¹/₁₆.
Бумага типогр. № 2. Печать офсетная. Гарнитура Times Roman.
Усл. печ. л. 2,69. Уч.-изд. л. 2,39. Заказ . Тираж 100 экз.