

УДК 582.683.2:581.44:581.522.4

## ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ ПОСЕВА НА КОРРЕЛЯЦИИ ПРИЗНАКОВ В ФАЗЕ ПЛОДОНОШЕНИЯ У *ERYSIMUM CHEIRANTHOIDES* L

Годин В.Н., Гонтарь Э.М.

ФГБОУ ВПО «Московский педагогический государственный университет»,  
Москва, e-mail: godinvn@yandex.ru

Изучено влияние плотности посева на изменчивость корреляционных связей разных групп морфологических признаков *Erysimum cheiranthoides* в фазе плодоношения. Максимальная вариабельность и высокий уровень связей характерны для признаков, определяющих степень ветвления побега и продуктивность особей. Уровень связей и размах варьирования числа семян в стручке и репродуктивного усилия оставались стабильно низкими. Установлено снижение уровня корреляционных связей и размаха изменчивости эколого-биологических признаков в условиях очень высокой и слишком низкой плотности посева. По мере увеличения плотности посева детерминированность и вариабельность длины префлоральной части побега уменьшались, длины флоральной части увеличивались, длины всего побега оставались стабильно низкими. Структура корреляционных связей в посевах разной плотности оставалась стабильной ( $FD_1=89\%$ ).

**Ключевые слова:** *Erysimum cheiranthoides*, плотность посева, вариабельность, детерминированность, структура корреляций.

## INFLUENCE OF SOWING DENSITY ON CORRELATIONS BETWEEN CHARACTERS AT FRUITING STAGE IN *ERYSIMUM CHEIRANTHOIDES* L

Godin V.N., Gontar E.M.

Moscow state pedagogical university, Moscow, e-mail: godinvn@yandex.ru

Influence of sowing density on correlated variability of different groups of morphological characters was studied in *Erysimum cheiranthoides* at fruiting stage. Maximum variability and high level of correlation were typical of ecological-biological characters determining a degree of branching and productivity of individuals. The correlation level and variation range a number of seeds in a pod and reproductive effort were constantly low. A decrease of the correlation level and variation range in the group of ecological-biological characters was established in the conditions of the highest and the lowest sowing density. By increasing the sowing density determination and variability of prefloral length of the shoot decreased, the floral length of the shoot increased, total length of of the shoot were constantly low. The structure of correlation remained stable ( $FD_1=89\%$ ).

**Keywords:** *Erysimum cheiranthoides*, sowing density, variability, determination, structure of correlation.

Экспериментирование с растительными популяциями с целью анализа реакции особей на изменение плотности посева растений представляет большой интерес для эволюционной теории, поскольку служит весьма эффективным способом познания закономерностей внутривидовой конкуренции – главного компонента борьбы за существование [8]. Растения на повышение популяционной плотности реагируют двумя способами: снижением вероятности выживания и пластическим изменением развития; пластичность реакции на повышение плотности можно рассматривать как один из механизмов сохранения генотипов в популяции, тогда когда гибель в результате увеличения плотности посева служит механизмом, обеспечивающим довольно быструю элиминацию определённых генотипов [9]. Выражением целостности растительного организма является скоррелированность его структур. Известно, что разные группы признаков характеризуются не только определённым уровнем варьирования, но также и различной степенью согласованности друг с другом. Анализ изменения силы и структуры связей отдельных

признаков и их сопоставление с различиями по средним значениям и по размаху варьирования позволяют выявить специфику «поведения» отдельных признаков и их групп. Сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминированности являются индикаторами адаптивной изменчивости организма [6].

*Erysimum cheiranthoides* L. (желтушник левкойный) в природных сообществах не образует зарослей. Он относится к однолетним сорным видам: встречается в нарушенных луговых и степных сообществах, а также в посевах культурных растений. *E. cheiranthoides* перспективен для выращивания в культуре как лекарственное растение кардиотонического действия [2].

Ранее нами изучено влияние плотности посева на средние значения морфологических признаков [3] и структуру корреляций в фазе цветения *E. cheiranthoides* [1]. Установлено, что при увеличении плотности посева уменьшались длина флоральной части побега, число и общая длина боковых побегов (паракладиев), число плодов (стручков), число семян на особь, масса плодов, масса семян, масса побегов, масса корней и масса

особи; длина префлоральной части побега увеличивалась, а число семян в стручке, длина главного побега и репродуктивное усилие (отношение массы плодов к общей фитомассе особи) не изменялись. Цель настоящего исследования – установить влияние плотности посева на изменчивость корреляционных связей изученных морфологических признаков *E. cheiranthoides* в фазе плодоношения.

#### Материал и методы исследования

Опытные посева проводили семенами пятой репродукции ранней весной. Семена высевали рядовым способом, с междурядьями 70 см на ровных участках площадью 60 погонных метров для каждого варианта. Семена высевали на одинаковую глубину, точно по счету, на каждый погонный метр. Испытывали 5 вариантов: 1 – 3000 шт. (масса 0,66 г) очень высокой; 2 – 1000 шт. (0,22 г) высокой; 3 – 500 шт. (0,11 г) средней; 4 – 200 шт. (0,044 г) низкой плотности посева и 5 – 50 шт. (0,011 г) – разреженный посев. Сорняки в течение сезона уничтожали. В каждом варианте посева отбирали в фазе плодоношения (молочно-восковая спелость семян) по 50 особей смешанным способом: с 5 участков по 10 погонных метров случайным способом отбирали по 10 растений. Для анализа корреляционных связей использовали метод корреляционных плеяд [7]. Корреляционные кольца построены на уровне связей  $r > 0,7$ . Сравнение матриц корреляций проводили по методу, предложенному Ростовской [6]. При анализе корреляционных связей использовали следующую шкалу уровней связи: слабая связь  $r < 0,3$ ,

умеренная  $0,3 < r < 0,5$ , значительная  $0,5 < r < 0,7$ , сильная  $0,7 < r < 0,9$ , очень сильная  $r > 0,9$ .

#### Результаты исследования и их обсуждение

Из числа изученных признаков наиболее изменчивы ( $CV=49-186\%$ ) и высоко детерминированы ( $R^2_{ch}=0,293-0,659$ ) следующие: число и общая длина паракладиев (В, Г), число стручков (Д), общее число семян (И), масса побегов (К), масса стручков (Л), масса корней (М), масса семян (Н), масса особи (О) (таблица). У всех этих признаков, характеризующих продуктивность особей, при увеличении плотности посева происходило снижение их средних значений [3]. Для многих однолетних видов характерно увеличение вариабельности размеров при увеличении плотности посева [9]. Нами также отмечена высокая степень дифференциации особей по размерам у *E. cheiranthoides* в посевах высокой плотности [2]. Мощные особи по общей длине боковых побегов (паракладиев) превышали слабо развитые растения в 500 раз, по массе особи и массе семян – в 32 раза. Такая высокая вариабельность признаков свидетельствует о больших приспособительных возможностях вида. Благодаря этой особенности данный вид может расселяться как сорное растение в посевах пропашных культур [5].

Общая и согласованная изменчивость признаков в фазе плодоношения у *Erysimum cheiranthoides* в посевах разной плотности

Признаки	Плотность посева										FD <sub>1</sub>
	1		2		3		4		5		
	CV	R <sup>2</sup> <sub>ch</sub>	CV	R <sup>2</sup> <sub>ch</sub>	CV	R <sup>2</sup> <sub>ch</sub>	CV	R <sup>2</sup> <sub>ch</sub>	CV	R <sup>2</sup> <sub>ch</sub>	
Длина префлоральной части побега, см	56,2	0,231	54,1	0,263	82,2	0,279	114,3	0,287	134,3	0,355	91,8
Длина флоральной части побега, см	48,8	0,331	55,1	0,434	37,5	0,257	33,0	0,272	22,1	0,143	78,2
Число паракладиев, шт.	136,3	0,448	176,0	0,604	131,4	0,588	106,3	0,580	61,4	0,491	93,7
Общая длина паракладиев, см	159,0	0,487	186,3	0,613	137,4	0,589	117,3	0,586	63,8	0,451	94,9
Число стручков, шт.	111,1	0,542	165,0	0,616	110,4	0,609	102,6	0,601	55,7	0,539	92,2
Число семян в стручке, шт.	16,8	0,096	17,5	0,165	15,0	0,055	13,7	0,063	8,0	0,032	71,1
Общее число семян, шт.	116,2	0,508	167,9	0,609	121,2	0,584	102,2	0,622	55,0	0,535	81,1
Масса побегов, г	114,0	0,502	125,4	0,651	99,5	0,619	106,2	0,602	55,8	0,403	95,0
Масса стручков, г	101,1	0,514	122,9	0,648	95,5	0,588	94,7	0,607	51,0	0,498	90,9
Масса корней, г	149,7	0,329	121,7	0,591	98,8	0,520	100,8	0,551	68,9	0,293	96,6
Масса семян, г	131,7	0,340	168,3	0,609	122,4	0,584	101,8	0,623	55,0	0,535	85,9
Масса особи, г	127,1	0,415	122,8	0,659	96,5	0,613	97,8	0,630	48,9	0,516	95,5
Репродуктивное усилие	21,4	0,101	15,1	0,035	16,2	0,045	13,7	0,101	19,4	0,132	58,7
Длина главного побега, см	28,2	0,110	26,5	0,164	20,1	0,057	24,6	0,098	21,6	0,170	81,8
Итого	94,1	0,354	108,9	0,476	84,6	0,427	80,7	0,445	51,5	0,364	-

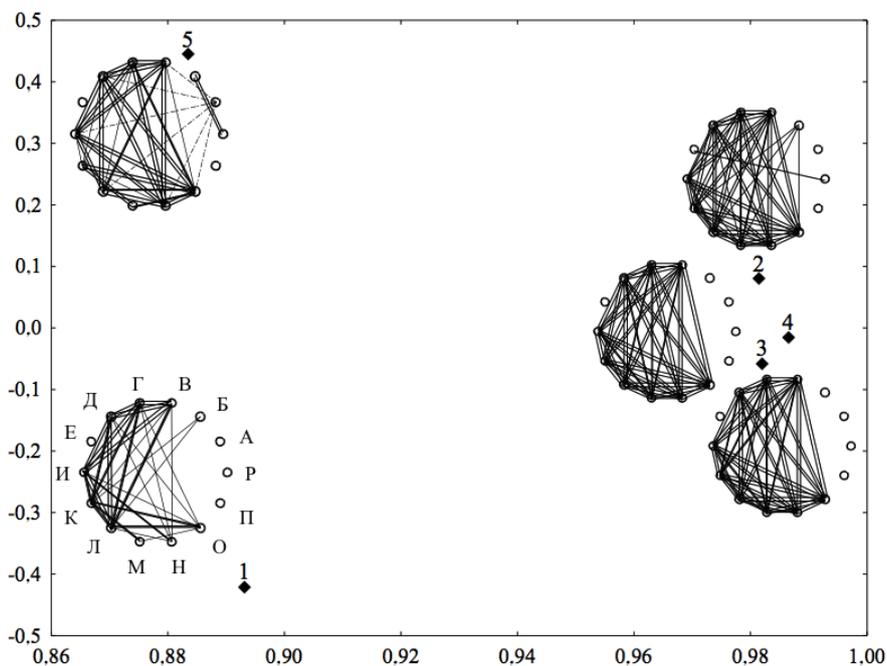
Условные обозначения: CV – коэффициент вариации (%), R<sup>2</sup><sub>ch</sub> – коэффициент детерминации, FD<sub>1</sub> – степень сходства структуры связей признаков (%).

Снижение коэффициентов детерминации и вариации вышеперечисленных признаков продуктивности происходит в 1-м и 5-м вариантах плотности посевов. В условиях 2–4 вариантов посева уровень детерминированности и вариабельности этих признаков был выше. Для большинства признаков в посевах разной плотности характерна высокая стабильность структуры связей ( $FD_1=91-97\%$ ) (таблица). Исключение составили два признака – число и масса семян ( $FD_1=81-86\%$ ), что связано со снижением уровня связей этих признаков с массой особи в 1-м варианте плотности посева (рисунок).

В условиях очень высокой плотности посева (вариант 1) ослабевали связи у большинства признаков продуктивности по сравнению с вариантами 2–4. Более существенное ослабление корреляционных связей ( $0,7 < r < 0,8$ ) наблюдалось между признаками побега (В, Г, И, К) и признаками семенной продуктивности (Д, Л, И) с массой особи (О) (рисунок). В варианте 5 корреляционные связи признаков побега и признаков семенной продуктивности с массой особи усиливались по сравнению с вариантом 1. Вариант 5 отличался от вариантов 2-4 ослаблением корреляционных связей признаков побега (В, Г) с массой особи и массы

побегов (К) с числом побегов (Г). 1-й и 5-й варианты посева отличались от вариантов 2–4 более слабой связью массы корней (М) с признаками продуктивности. Если в вариантах 2-4 связь массы корней с признаками продуктивности была очень сильной ( $r > 0,9$ ) и сильной ( $r > 0,8$ ), то в вариантах 1 и 5 она снижалась до значительной ( $0,5 < r < 0,7$ ) и умеренной ( $0,3 < r < 0,5$ ).

Длина префлоральной (А), флоральной части (Б) и общая длина главного побега (Р) по-разному реагируют на изменения плотности посевов [3]. Чем меньше средние значения длины префлоральной части побега, тем выше средние значения признаков продуктивности. Детерминированность и вариабельность длины префлоральной части побега уменьшается по мере увеличения плотности посева. При снижении плотности посева от 1-го варианта к 5-му размах варьирования признаков продуктивности, как показано выше, снижается, а вариабельность длины префлоральной части побега возрастает (таблица). Связь с признаками продуктивности в разных вариантах значительная ( $-0,5 > r > -0,7$ ), а в разреженном посева – сильная ( $r < -0,7$ ). Структура связей длины префлоральной части побега в посевах разной плотности стабильна ( $FD_1=91,8\%$ ).



Сравнение матриц корреляций морфологических признаков *E. cheiranthoides* в посевах разной плотности. По оси X – фактор сходства матриц, по оси Y – фактор специфичности матриц. Сечения цилиндров – на уровне связи  $r > 0,7$ . Обозначения корреляций: сплошные линии – положительные, пунктирные – отрицательные корреляции;  $0,7 < r < 0,8$  – тонкая линия,  $0,8 < r < 0,9$  – жирная линия,  $r > 0,9$  – двойная жирная линия. Названия признаков даны в методике

При увеличении плотности посева длина флоральной части побега (Б) уменьшается, детерминированность и вариабельность этого признака увеличиваются. Корреляционные связи длины флоральной части побега с признаками продуктивности значительные ( $0,5 < r < 0,7$ ), кроме разреженного посева. В разреженном посеве корреляции с признаками продуктивности сильно ослабевают ( $-0,2 < r < 0,3$ ), а связь с длиной главного побега, наоборот, усиливается и становится очень сильной ( $r > 0,9$ ). В разреженном посева длина флоральной части побега составляет 97,2% от длины главного побега. Структура связей длины флоральной части побега в посевах разной плотности менее стабильна, чем у признаков продуктивности ( $FD_1=78,2\%$ ).

Слабо выражена реакция на изменения плотности посева у длины главного побега (Р). Уровень детерминированности и вариабельности этого признака в посевах разной плотности остаются низкими. В разреженном посева его детерминированность увеличивается за счет усиления связи ( $r > 0,9$ ) с длиной флоральной части побега (рисунок). Структура связей менее стабильна ( $FD_1=82\%$ ), чем у признаков продуктивности.

К признакам, слабо детерминированным ( $R^2_{ch}=0,032-0,165$ ) и слабо изменчивым ( $CV=8,0-21,4\%$ ), относятся число семян в стручке (Е) и репродуктивное усилие (П). Число семян в стручке при увеличении плотности посева уменьшается незначительно, а уровень детерминированности и вариабельности повышаются также незначительно. Структура связей менее стабильна ( $FD_1=71\%$ ), чем у признаков продуктивности. Корреляции с признаками продуктивности во всех вариантах плотности очень слабые ( $r < 0,1$ ). В загущенных посевах усиливается связь числа семян в стручке с длиной главного побега (Р). Она становится значительной ( $0,5 < r < 0,7$ ) в первом варианте и сильной ( $r > 0,8$ ) во втором варианте плотности посева.

Репродуктивное усилие под влиянием плотности посева изменяется незначительно. Известно, что у однолетних видов этот показатель стабилен [4]. Детерминированность и вариабельность признака низкие, связи с признаками продуктивности слабые ( $r > -0,3$ ). В 1-м и 5-м вариантах плотности посева происходит усиление связей репродуктивного усилия с длиной флоральной части побега и длиной главного побега ( $0,5 < r < 0,7$ ). В остальных вариантах эта связь слабая ( $r < 0,3$ ). Структура связей в посевах разной плотности нестабильная ( $FD_1=59\%$ ).

Матрицы вариантов 1 и 5 характеризуются более низким уровнем связей, чем ма-

трицы вариантов 2-4 (рисунок). Кроме того, средний коэффициент детерминации по всей матрице ( $R^2_m$ ) в вариантах 1 и 5 примерно одинаковый, что связано с тем, что в варианте 5 число очень высоких ( $r > 0,9$ ) и слабых ( $-0,3 < r < 0,3$ ) связей больше, чем в варианте 1.

Сходство структуры связей по полным матрицам высокое и составляет 89,6%. Вычисление коэффициентов корреляции между матрицами ( $r_z$ ) показало, что наиболее сходны по структуре связей матрицы 2-4 ( $r_z=0,956-0,968$ ). Значительные различия обнаруживаются между 1 и 5 вариантами ( $r_z=0,624$ ). 1-й вариант от 2-4 ( $r_z=0,832-0,879$ ) и 5-й от 2-4 ( $r_z=0,824-0,887$ ) отличаются менее существенно. Ослабление корреляционных связей в крайних вариантах плотности между признаками продуктивности можно объяснить разными темпами онтогенеза особей. Многолетние наблюдения показали, что в условиях очень высокой плотности посева растения *E. cheiranthoides* переходят в генеративную фазу раньше, чем в разреженных посевах. Такую закономерность мы объясняем тем, что степень ветвления побега в разреженном посева у растений увеличивается более, чем в 10 раз. Число боковых побегов увеличивается в 13,5 раза. Каждый боковой побег сначала развивает вегетативную (префлоральную часть) и значительно позднее генеративную (флоральную часть). В совокупности боковые побеги формируют флоральную часть главного побега, число метамеров до цветения у растений в условиях разреженного посева значительно больше, чем у особей в условиях высокой плотности посева. В условиях очень высокой плотности посева у растений формируется простое соцветие кисть или сложное – двойная кисть, в условиях разреженного посева – тройная кисть или кисть более высокого порядка.

### Заключение

В условиях культуры изучено влияние плотности посева на изменчивость корреляционных связей морфологических признаков у *Erysimum cheiranthoides* L. Испытывали 5 вариантов плотности посева: очень высокой (1 вариант), высокой (2 вариант), средней (3 вариант), низкой (4 вариант) плотности и разреженный посев (5 вариант). Корреляционные связи стабильных признаков – число семян в стручке, репродуктивное усилие изменялись незначительно. Пластичные признаки – число и общая длина боковых побегов, число плодов, число семян на особь, масса побегов, масса плодов, масса семян, масса корней, масса особи оставались высоко детерминирован-

ными и сильно варьирующими. Разнонаправленный характер изменчивости корреляционных связей обнаруживался у признаков побега – длина префлоральной и флоральной части и общая длина. При увеличении плотности посева детерминированность и вариабельность длины префлоральной части побега уменьшались, длины флоральной части побега увеличивалась, длины всего побега оставались относительно стабильными. По структуре связей наиболее сходны корреляционные матрицы 2-4 вариантов. Наибольшие различия по структуре связей отмечены между матрицами 1 и 5. Матрицы вариантов 1 и 5 отличаются более низкими уровнями связей от матриц вариантов 2–4.

#### Список литературы

1. Годин В.Н., Гонтарь Э.М. Влияние плотности посева на корреляционные связи морфологических признаков у *Erysimum cheiranthoides* // Успехи современного естествознания. – 2014. – № 7. – С. 85-89.
2. Гонтарь Э.М., Годин В.Н. Морфологическое разнообразие и продуктивность *Erysimum cheiranthoides* L. при выращивании в Центральном сибирском ботаническом саду (г. Новосибирск) // Растительные ресурсы. – 2004. – Т. 40, Вып. 2. – С. 52-60.
3. Гонтарь Э.М., Годин В.Н. Влияние плотности посева на морфологические признаки у *Erysimum cheiranthoides* L. // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, № 2. – С. 244-249.
4. Марков М.В. Особенности метамерного строения малолетних растений и аллометрический анализ репродукции в их популяциях // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2001. – Т. 106, Вып. 5. – С. 83-90.
5. Маркова С.А. Влияние фитоценотической среды на рост и развитие желтушника левкойного // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1971. – Т. 76, Вып. 5. – С. 86-89.
6. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. – СПб, 2002. – 306 с.
7. Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд // Вест. Ленингр. ун-та. – 1959. – № 9. – С. 137-141.
8. Begon M., Townsend C., Harper J. Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, 2006. 4th edn. 738 p.
9. Harper J.L. Population biology of plants. – London-New York, 1977. – 892 p.

#### References

1. Godin V.N., Gontar E.M. Uspehi sovremennogo estestvoznaniya [Advances in current natural sciences], 2014, no. 7, pp. 85-89.
2. Gontar E.M., Godin V.N. Rastitel'nye resursy [Plant resources], 2004, Vol. 40, no. 2, pp. 52-60.
3. Gontar E.M., Godin V.N. Botanicheskij zhurnal [Botanical Journal], 2005, Vol. 90, no. 2, pp. 244-249.
4. Markov M.V. Bjulleten' moskovskogo obshhestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij [Bull. MSN. Ser. Biol.], 2001, Vol. 106, no. 5, pp. 83-90.
5. Markova S.A. Bjulleten' moskovskogo obshhestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij [Bull. MSN. Ser. Biol.], 1971, Vol. 76, no. 5, pp. 86-89.
6. Rostova N.S. Korreljacji: struktura i izmenchivost' [Correlations: Structure and Variability], Saint-Peterburg, 2002, 306 p.
7. Terent'ev P.V. Vestnik Leningradskogo universiteta [Vestnik of Leningrad University], 1959, no. 9, pp. 137-141.
8. Begon M., Townsend C., Harper J. Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, 2006, 4th edn, 738 p.
9. Harper J.L. Population biology of plants. London-New York, 1977. 892 p.

#### Рецензенты:

Викторов В.П., д.б.н., профессор, кафедра ботаники ФГБОУ ВПО «МПУ», г. Москва;  
 Марков М.В., д.б.н., профессор, кафедра физической географии и экологии ФГБОУ ВПО «ТвГУ», г. Тверь.  
 Работа поступила в редакцию 29.07.2014.