

УДК 581.14+575.2+582.29

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКА *HYPOGYMNINGIA PHYSODES* (L.) NYL.

© 2014 г. Ю. Г. Суетина, Н. В. Глютов

Марийский государственный университет

424000, Республика Марий Эл, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, д. 1

E-mail: suetina@inbox.ru

Поступила в редакцию 11.12.13 г.

Окончательный вариант получен 14.01.14 г.

На материале из природных популяций описан онтогенез листоватого лишайника *Hypogymnia physodes*. В экологически различающихся сосняках изучена онтогенетическая динамика морфометрических признаков, характеризующих размеры слоевищ (диаметр и число лопастей слоевища) и особенности репродуктивных структур (число и диаметр губовидных и шляпочковидных соралей). Аргументированы отказ от применения дисперсионного анализа при анализе результатов и необходимость использования непараметрических критериев. Показано, что динамика медиан и дисперсий признаков в течение онтогенеза может быть как сходной, так и разной. Дисперсии признаков разные в экологически различающихся местообитаниях.

Ключевые слова: онтогенез, морфометрические признаки, изменчивость, лишайники, *Hypogymnia physodes*.

DOI: 10.7868/S0475145014030070

ВВЕДЕНИЕ

Концепция приспособленности, сформулированная Р. Фишером (Fisher, 1930), позволила дать определение понятия естественный отбор, чего не было у Ч. Дарвина, и, как следствие, указать метод количественного измерения действия отбора. На словесном уровне естественный отбор это — дифференциальный вклад разных генотипов в следующее поколение (Мауг, 1970). При этом общая приспособленность складывается из компонент приспособленности, специфических для определенного вида. Трудность заключается в установлении этих компонент и в выборе способа их экспериментального измерения. Нередко в природных популяциях идентифицировать определенные генотипы достаточно сложно, приходится ограничиваться анализом фенотипов, признаков особей в популяциях, находящихся в разных экологических условиях. Другими словами, приходится ограничиваться анализом изменчивости признаков разных особей в разных популяциях, давая этой изменчивости содержательную экологическую интерпретацию. Когда говорят о популяционной изменчивости, обычно имеют в виду сравнение средних значений признака в разных популяциях, в разных онтогенетических состояниях и т.п. Однако даже простейшее распределение признака (близкое к нормальному) описывается двумя параметрами — средним и

дисперсией. При этом характер изменений среднего и дисперсии может существенно различаться. Это обстоятельство подчеркивал еще Р. Фишер: “До недавнего времени многие видные исследователи ... не видели никакой иной задачи, кроме простого объединения и усреднения статистических данных. Вариация, взятая сама по себе, не была предметом изучения, и на нее смотрели разве только как на досадное обстоятельство, приводящее к снижению точности средней величины” (Fisher, 1925).

В настоящей работе проводится анализ изменчивости морфометрических признаков слоевищ разного онтогенетического состояния лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в популяциях, находящихся в экологически различающихся условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в 2011–2012 гг. на территории Республики Марий Эл, где одним из доминантов лишайниковых группировок на многих форофитах является листоватый лишайник *Hypogymnia physodes*. Для описания онтогенеза *H. physodes* слоевища были собраны с сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roeth.). При описании онтогенеза использовали концепцию дискретно-

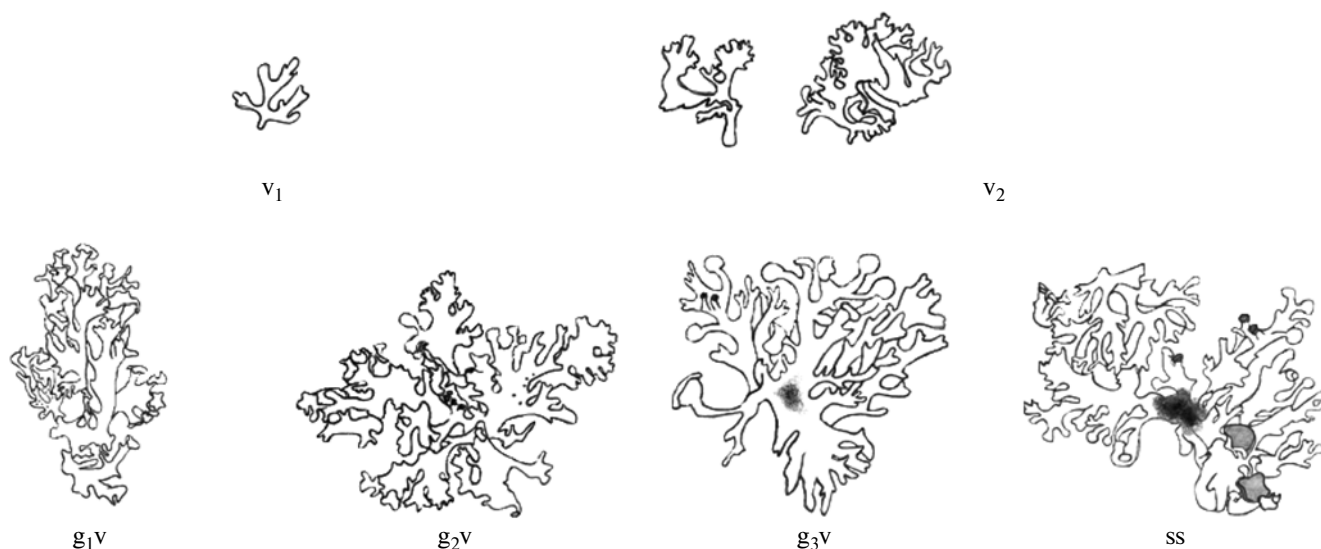


Рис. 1. Онтогенез *Hypogymnia physodes*. Объяснения индексов онтогенетических состояний приведены в тексте.

го описания онтогенеза высших растений Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1975). Начальное развитие особей *H. physodes* описано по литературным данным (Wegner, 1931, 1965; Окснер, 1974), оно сходно с другими видами лишайников (Суетина, 2001; Суетина, Ямбердова, 2010; Суетина, Глотов, 2010). По гербарным образцам нами описаны im-ss онтогенетические состояния. В имматурном (im) состоянии слоевище имеет вид листоватой пластинки. В виргинильном v_1 состоянии слоевище имеет несколько лопастей, в v_2 состоянии – сформированность типичного листоватого слоевища розетковидной или неопределенной формы, могут появляться соредии на концах лопастей. Подразделение генеративного периода на онтогенетические состояния мы проводим на основании изменения строения апотециев и ряда других дополнительно учитываемых качественных морфологических признаков. Поскольку апотеции у этого вида встречаются редко, выделение онтогенетических состояний генеративного периода проведено по морфогенезу соралей, и такие слоевища мы называем потенциально генеративными (g_1v , g_2v , g_3v). Слоевища с апотециями позволили уточнить диагностику особей генеративного периода. В молодом потенциально генеративном (g_1v) состоянии слоевище розетковидное, с хорошо оформленными лопастями, губовидные сорали развиваются на концах лопастей. В средневозрастном потенциально генеративном (g_2v) состоянии слоевище в виде розетки, на лопастях встречаются два типа соралей: губовидные и шлемовидные. В старом потенциально генеративном (g_3v) состоянии начинается отмирание центральной части слоевища (изменение окраски

с серой на коричневую или черную), на концах лопастей преобладают шлемовидные сорали. Особи постгенеративного периода в природных популяциях представлены субсенильным (ss) состоянием – слоевище в центре изменяет окраску и частично разрушается, с шлемовидными соралами на многих лопастях. Другой подход к выделению онтогенетических состояний *H. physodes* основан на типе и числе соралей (Михайлова, Воробейчик, 1999).

Исследование морфологических признаков *H. physodes*, характеризующих размер и развитие особи (диаметр слоевища и число лопастей слоевища), особенности вегетативного размножения (число и диаметр губовидных, число и диаметр шлемовидных соралей на слоевище) проводили в экологически различающихся местообитаниях в градиенте от влажных к сухим почвам (Сукачев, 1972): сосняк в условиях верхнего болота (сосняк черничный – местообитание I, сосняк кустарничково-сфагновый – II, сосняк с березой осоково-белокрыльничково-сфагновый – III, сосняки бруснично-зеленомошные – IV, V; сосняк лишайниково-мшистый – VI. В сосняке кустарничково-сфагновом возраст большинства деревьев 60–100 лет, средняя длина окружности ствола 0.52 м. В остальных местообитаниях возраст деревьев 60–80 лет, длина окружности ствола – 0.6–0.9 м (Теплых, 2011). По шкале увлажнения почвы Д.Н. Цыганова (1983) наиболее влажными являются почвы в сосняках в условиях болота (Теплых, 2011).

В каждом местообитании слоевища в v_1 – g_3v состояниях (рис. 1) собирали на 3 высотах ствола (0–0.5 м; 0.5–2 м; 2–3.5 м) сосны обыкновенной, анализируя по 20 слоевищ. Диаметр слоевища

Медианы и дисперсии внутри ячейки: значимость факторов для разных признаков по критерию Фридмана, приведены значения P

Признак	Медиана			Дисперсия		
	онтогенетическое состояние	местообитание	высота	онтогенетическое состояние	местообитание	высота
Диаметр слоевища	$<10^{-6}$	$<10^{-2}$	N.s.	$<10^{-5}$	$<10^{-5}$	N.s.
Число лопастей	$<10^{-5}$	N.s.	N.s.	$<10^{-4}$	$<10^{-5}$	$<10^{-5}$
Число губовидных соралей	$<10^{-5}$	$<10^{-2}$	$<10^{-3}$	$<10^{-4}$	$<10^{-5}$	$<10^{-2}$
Диаметр губовидных соралей	$<10^{-4}$	$<10^{-2}$	N.s.	0.017	$<10^{-5}$	$<10^{-5}$
Число шлемовидных соралей	$<10^{-4}$	N.s.	N.s.	$<10^{-3}$	$<10^{-3}$	N.s.
Диаметр шлемовидных соралей	$<10^{-2}$	N.s.	N.s.	N.s.	$<10^{-4}$	0.017

Примечание. N.s. – разница статистически незначима, $P > 0.05$.

(см) измеряли с помощью линейки. Измерение диаметра (мм) и подсчет числа соралей проводили с помощью микроскопа МБС-10. Общий объем материала составляет 1800 слоевищ.

Статистические методы. План эксперимента представляет трехфакторный перекрестный комплекс. Для всех признаков – 6 местообитаний, 3 высоты на стволе дерева; для признаков диаметр слоевища и число лопастей 5 онтогенетических состояний $v_1, v_2, g_1v, g_2v, g_3v$ (5 уровней фактора онтогенетическое состояние, всего $6 \times 3 \times 5 = 90$ ячеек, в каждой ячейке по 20 слоевищ); для признаков число и диаметр губовидных соралей 3 онтогенетических состояния g_1v, g_2v, g_3v (3 уровня фактора, всего $6 \times 3 \times 3 = 54$ ячейки, в каждой ячейке по 20 слоевищ); для признаков число и диаметр шлемовидных соралей 2 онтогенетических состояния g_2v, g_3v (2 уровня фактора, всего $6 \times 3 \times 2 = 36$ ячеек, в каждой ячейке по 20 слоевищ).

Естественно, напрашивается схема трехфакторного дисперсионного анализа (модель I, равномерный комплекс). Условиями применения дисперсионного анализа являются равенство дисперсий внутри ячеек (или хотя бы их различия не более, чем в 2–3 раза) и нормальное распределение остатков (Шеффе, 1980). Однако анализ показал, что равенство дисперсий представляет, скорее, исключение, дисперсии внутри ячейки могут различаться в 10–15 раз и более. Общим правилом является отсутствие согласия с нормальностью распределений остатков по критерию Шапиро–Уилка и значениям асимметрии и эксцесса. Таким образом, проведение трехфакторного дисперсионного анализа с 20 наблюдениями в ячейке является неправомочным.

Можно ожидать выравнивания дисперсий и приближения к нормальности распределений

остатков, если в качестве исходных данных взять не 20 наблюдений в ячейке, а среднее значение этих 20 наблюдений (1 наблюдение в ячейке). Однако и в этом варианте, даже при использовании логарифмов исходных значений признаков, ситуация улучшается незначительно.

Поэтому анализ данных проводился нами с помощью непараметрического критерия Фридмана с последующими множественными сравнениями по Вилкоксоу и Вилкоксу (Sachs, 1972). В качестве исследуемого фактора взято онтогенетическое состояние слоевища (соответственно, местообитание, высота), второй фактор имеет смысл блока, его уровни – сочетание разных местообитаний и высот (соответственно, онтогенетических состояний и высот, онтогенетических состояний и местообитаний). В каждом случае анализ проводился по значениям медиан и дисперсии в ячейке. Таким образом, в соответствии с упомянутой выше постановкой задачи Р. Фишером проводится исследование изменчивости средних (медиан) и самой изменчивости (дисперсии внутри ячейки). Заметим, что вынужденный отказ от использования дисперсионного анализа лишает возможности исследовать взаимодействие факторов.

В работе использовали компьютерную программу “Statistica 6.0”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данные о статистической значимости исследуемых факторов (онтогенетическое состояние, местообитание, высота на стволе) в отношении медиан и дисперсий представлены в таблице.

На рис. 1 проведено сопоставление онтогенетической динамики средних значений (медиан) и собственно изменчивости (дисперсий внутри

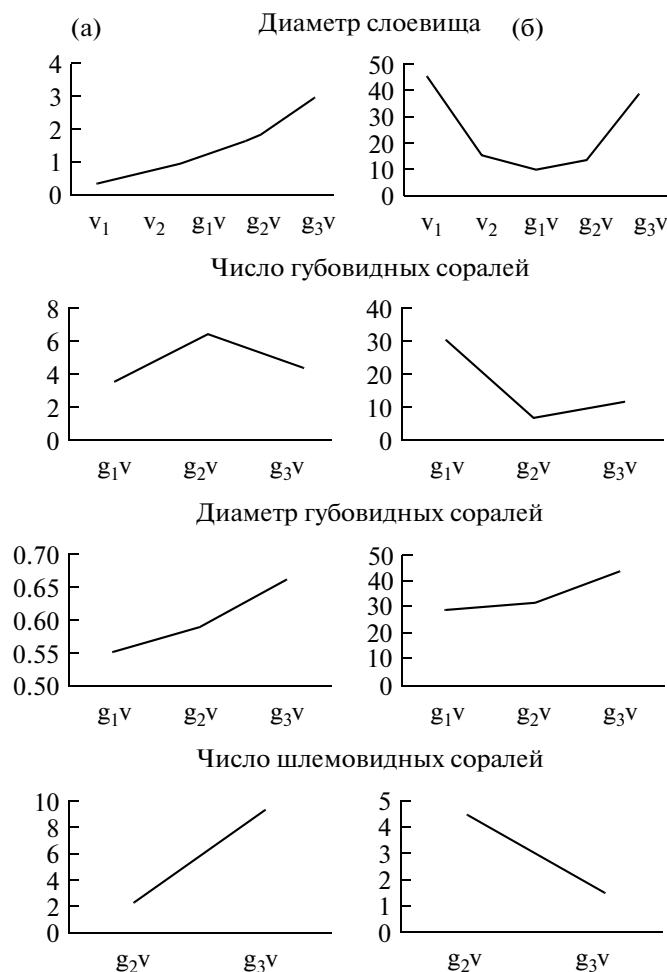


Рис. 2. Изменчивость медианы (а) и дисперсии (б) морфометрических признаков в онтогенезе *Hypogymnia physodes*.

ячейки). Заметим, что интерес представляет сравнение динамики значений этих параметров, а не самих значений, поскольку при вычислении медиан и дисперсий используются данные по разным местообитаниям и высотам (блоки в критерии Фридмана).

Можно видеть, что диаметр слоевищ систематически возрастает в последовательных онтогенетических состояниях (рис. 1а), при этом размеры слоевищ v_1 отличаются от всех генеративных состояний, слоевища v_2 от g_2v и g_3v , слоевища g_1v от g_3v ($P < 0.01$). Дисперсии (рис. 1б) ведут себя иначе: максимальные значения в v_1 и g_3 , при этом статистически значимы различия между v_1 и g_1v , g_2v , различия между g_3v и g_1v ($P < 0.01$). Таким образом, монотонному возрастанию средних соответствует вогнутая дуга динамики дисперсий. Точно так же ведет себя признак число лопастей.

Медианы числа губовидных соралей увеличиваются от g_1v к g_2v ($P < 0.01$) и уменьшаются от g_2v к g_3v ($P < 0.01$). Динамика дисперсии для числа губовидных соралей ведет себя противоположным

образом: уменьшение от g_1v к g_2v и увеличение от g_2v к g_3v ($P < 0.01$).

Динамика медиан и дисперсий диаметра губовидных соралей совпадает: значения обоих параметров возрастают в последовательных онтогенетических состояниях, при этом g_1v в обоих случаях значимо отличается от g_3v ($P < 0.01$).

Медиана числа шлемовидных соралей возрастает от g_2v к g_3v ($P < 10^{-4}$), в то время как дисперсия от g_2v к g_3v уменьшается ($P < 10^{-3}$). Медиана диаметра шлемовидных соралей также возрастает от g_2v к g_3v ($P < 0.01$), в то время как дисперсия признака не изменяется ($P = 0.06$).

Таким образом, основной результат заключается в том, что онтогенетическая динамика дисперсий внутри ячейки оказывается различной для разных признаков и часто не согласуется с динамикой средних.

Различия медиан в разных местообитаниях выявлены только по трем признакам (таблица), при этом в поведении разных признаков не наблюдается какой-либо системы. Дисперсии в раз-

ных местообитаниях различаются по всем признакам. Если местообитания проранжировать по величине дисперсий по каждому признаку, а затем рассмотреть средние по всем признакам ранги, то получится следующая картина. Ранги местообитаний I, II и III по всем признакам принимают значения 1–3 и, соответственно, средние по совокупностям признаков ранги равны 1.8, 1.5 и 2.7. Ранги местообитаний IV, V и VI одинаковы по всем признакам, т.е. средний ранг для местообитания IV – 4.0; для местообитания V – 5.0; для местообитания VI – 6.0. Таким образом, уровень изменчивости признаков в трех первых местообитаниях меньше, чем в трех других. Местообитания I, II и III расположены на верховом болоте, местообитание IV – смежный с болотом суходольный сосняк на выраженном повышении рельефа, местообитания V и VI – типичные суходольные сосняки. Можно предположить, что большие значения дисперсий морфометрических признаков в местообитаниях IV–VI свидетельствуют о большей изменчивости (в отношении лишайников) микроусловий среды в суходольных сосняках по сравнению с болотными сосняками, однако здесь необходимы специальные исследования.

Различия медиан и дисперсий признаков по высоте на стволе выявляются нечетко и без какой-либо системы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, при изучении морфометрических признаков слоевищ лишайника *Hypogymnia physodes* в течение онтогенеза (у особей разных онтогенетических состояний) и в разных экологических условиях (в разных местообитаниях) необходимо учитывать не только средние значения признаков (в нашем случае медиан), но и собственно изменчивость признаков (дисперсию). Это – два разных показателя, отражающих, по-видимому, разные аспекты приспособленности в гетерогенных условиях среды. Большая неконтролируемая (остаточная) изменчивость морфометрических признаков эпифитных лишайников рассматривается обычно как помеха при решении разного рода экологических задач. Предлагаются два пути ее устранения – стратификация выборки и учет в качестве ковариат характеристик среды (например, pH, влажности, освещенности) (Stevenson, Enns, 1993; Adams, Gottardo, 2012). При этом не ставится вопрос о природе этой изменчивости, обусловленной, скорее всего, как уровнем изменчивости микроусловий среды, разным в разных местообитаниях, так и разнообразием норм реагирования генотипов на эти микроусловия, что связано, в конечном итоге, с формированием популяционного гомеостаза.

В работе специальное внимание уделено выбору методов статистического анализа, неправо-

мочности применения дисперсионного анализа без выполнения условий модели.

Авторы выражают благодарность З.Т. Сафиулиной за участие в сборе и обработке материала.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 12-04-01251-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2. С. 130–137.
- Окснер А.Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. 283 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Сукачев В.Н. Избранные труды. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 419 с.
- Суетина Ю.Г. Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203–208.
- Суетина Ю.Г., Глотов Н.В. Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 1. С. 32–40.
- Суетина Ю.Г., Ямбердова Е.И. Онтогенез и возрастновиталитетная структура популяции лишайника *Evernia prunastri* (L.) Ach. // Вестник Удмуртского университета. 2010. Вып. 3. С. 44–52.
- Теплых А.А. Структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в сосняках Республики Марий Эл. Дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. 153 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
- Шеффе Г. Дисперсионный анализ. М.: Наука, 1980. 512 с.
- Adams M.D., Gottardo C. Measuring lichen specimen characteristics to reduce relative local uncertainties for trace element biomonitoring // Atmospheric Pollution Research. 2012. V. 3. P. 325–330.
- Fisher R.A. Statistical methods for research workers. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1925. 265 p. (Русский перевод: Фишер Р.А. Статистические методы для исследователей. М.: Гостатиздат, 1958. 268 с.)
- Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press. 1930. 272 p. (Русский перевод: Фишер Р. Генетическая теория естественного отбора. М.-Ижевск: НИЦ “Регулярная и хаотическая динамика”, Ижевский институт компьютерных исследований, 2011. 304 с.)

- Mayr E.* Populations, species, and evolution. Cambridge: Harvard University Press. 1970. 453 p. (Русский перевод: Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.)
- Sachs L.* Statistische Auswertungsmethoden. Berlin et al.: Springer, 1972. 548 p. (Русский перевод: Закс Л. Статистическое оценивание. М.: Статистика, 1976. 598 с.)
- Stevenson S.K., Enns K.A.* Quantifying arboreal lichens for habitat management: a review of methods. B.C. Min. For. IWIFR-42. Victoria, B.C., 1993. 44 p.
- Werner R.G.* Histoire de la synthese lichenique // Mem. Soc. Sci. nat. du Maroc. 1931. V. 27. 45 p.
- Werner R.G.* Une union singuliere dans le Monde vegetal // Bull. Acad. Soc. Lorr. Sci. 1965. V. 5. P. 103–122.

Trait Variability in Ontogenesis of Epiphytic Lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.

Y. G. Suetina and N. V. Glotov

Mari State University, Yoshkar-Ola, pl. Lenina 1, Mari El Republic, 424000 Russia

e-mail: suetina@inbox.ru

Received December 11, 2013; in final form, January 14, 2014

Abstract—Ontogenesis of the foliose lichen *Hypogymnia physodes* has been described on the basis of the material obtained from natural populations. Ontogenetic dynamics (diameter of thallus and the number of lobes) and the features of reproductive structures (the number and diameter of labelloid and galeated soralia) were studied in ecologically different pine forests. We reasonably rejected the use of the variance analysis and nonparametric criteria for the result processing. It was shown that the median dynamics and trait variance may be either similar or different throughout the ontogenesis. The trait variances in ecologically different ecotopes were shown to be different.

Keywords: ontogenesis, morphometric traits, variability, lichens, *Hypogymnia physodes*