

УДК 574.3: 575.21: 581.45

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ ФОРМЫ ЛИСТА В ИССЛЕДОВАНИЯХ СТРУКТУРЫ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ИВ

Н.А. Гашева

Институт проблем освоения Севера СО РАН, Тюмень

Представлены результаты статистического анализа вариации значений фенотипических дистанций, характеризующих морфометрические отличия листьев ив на разных иерархических уровнях (от внутрикронного до межвидового).

Понятие «биоразнообразия» чаще всего используется как синоним видового многообразия. Однако в определении «Конвенции по биологическому разнообразию» подразумевается нечто большее, а именно вариабельность живых существ из всех сред и экологических комплексов. Вариационное пространство всех признаков всех организмов – это объект изучения биоразнообразия [2]. Для более углублённого понимания этого понятия необходимо изучать причины и закономерности вариабельности. Одна из исследовательских областей этого направления – это изучение закономерностей проявления разнообразия формы органов в метамерных рядах модульных конструкций растений. Д'Арси Томпсон отмечал, что проблемы формы являются математическими, их нельзя решить только методами описательной морфологии [4]. Все виды рода *Salix* (ива) – деревья, кустарники и кустарнички – многолетние растения, относящиеся по своим конструктивно-морфологическим особенностям к модульным живым объектам. Модульными структурами можно считать как побег растения, так и его элемент – лист. В модульной конструкции растений большое значение имеют метамерные ряды. Метамерность конструкции растений, как известно, позволяет изучать изменчивость, не связанную с различиями в генотипе, а это, в свою очередь, позволяет определить, какую роль в структуре биоразнообразия играют негенетические факторы. Листья на побеге образуют метамерные ряды. Листья всех видов, относящихся к роду *Salix*, характеризуются разной формой – от круглой до линейной, но являются простыми нерасчленёнными, что позволяет использовать их в качестве удобного объекта для изучения закономерностей проявления формы листа на разных иерархических уровнях: внутрииндивидуальном, межиндивидуальном, внутривидовом, межвидовом. Форма листа ив отличается разнообразием на всех этих уровнях, тем не менее этот признак является важным для таксономической диагностики, использующей обычные листья [1].

Целью наших исследований было: изучить закономерности изменчивости формы листа в её математическом выражении как проявление варьирования показателя фенотипической дистанции внутри одного организма, между организмами одного вида, между видами.

В качестве объекта для исследований выбраны девять видов ив лесной зоны Тюменской области, имеющих разнообразную форму листа: круглую, эллиптическую, продолговатую, яйцевидную, обратнояйцевидную, ланцетную, обратноланцетную, линейную и т.д. Показатель пропорции (соотношение длины и ширины) листьев этих видов изменяется от 7,2 до 1,3: *Salix viminalis* L. (Ива прутовидная) ($7,2 \pm 0,15$; $n = 190$), *S. triandra* L. (И. трёхтычинковая) ($4,3 \pm 0,02$; $n = 2153$), *S. rosmarinifolia* L. (И. розмаринолистная) ($4,2 \pm 0,04$; $n = 290$), *S. lapponum* L. (И. лопарская) ($3,3 \pm 0,03$; $n = 254$), *S. pentandra* L. (И. пятитычинковая) ($2,9 \pm 0,02$; $n = 597$), *S. philicifolia* L. (И. филиколистная) ($2,2 \pm 0,03$; $n = 130$), *S. myrtilloides* L. (И. черничная) ($2,0 \pm 0,02$; $n = 200$), *S. bebbiana* Sarg. (И. Бебба) ($1,9 \pm 0,02$; $n = 230$), *S. pyrolifolia* Ledeb. (И.

грушанколистная) ($1,3 \pm 0,02$; $n = 80$). Проведены измерения листьев по 10 параметрам: длина листовая пластинки (L); максимальная ширина листовая пластинки (Wmx); длина черешка (Lp); ширина черешка (Dp); расстояние от верхушки листа до расположения максимальной ширины (SWmxT); расстояние от нижнего конца листа до расположения максимальной ширины (SWmxB); ширина листа на расстоянии $0,1Wmx$ от верхушки (WmnT); ширина листа на расстоянии $0,1Wmx$ от его нижнего конца (WmnB); расстояние от верхушки листа до расположения ширины, соответствующей длине черешка (SLpT); расстояние от конца листа до расположения ширины, соответствующей длине черешка (SLpB). Описательные статистики значений измерений, результаты дискриминантного и дисперсионного анализа получены с использованием ПКП EXCEL 97 и STATISTICA 6.0. Анализ проводился по усреднённым и неусреднённым значениям измерений. Усреднённые значения в гораздо большей степени отражают видовую или популяционную генетическую норму, а на уровень не усреднённых фенотипических дистанций значительное влияние оказывает модификационная изменчивость. В результате проведения дискриминантного анализа по комплексу измерений, сочетание которых даёт представление о форме листа, получены фенотипические дистанции, выраженные квадратом расстояния Махаланобиса. Эти дистанции использованы для анализа уровня отличий по этому показателю листьев внутри одной кроны, для оценки уровня отличий особей одного вида и разных видов (табл. 1 – 4). Результаты дискриминантного анализа представлены также в виде классификационно-диагностической шкалы (рис. 1), точкой отсчёта которой служат данные по одному виду, а дистанции всех остальных указываются по отношению к этому исходному виду. В качестве «точки отсчёта» мы выбрали иву черничную (*S. myrtilloides* L.), поскольку этот вид распространён по всему евразийскому континенту в лесной природной зоне и пограничных с ней участках прилегающих зон. Этот вид достаточно легко диагностируется как по вегетативным, так и по генеративным органам, по форме листа является как бы «серединным» между крайними формами.

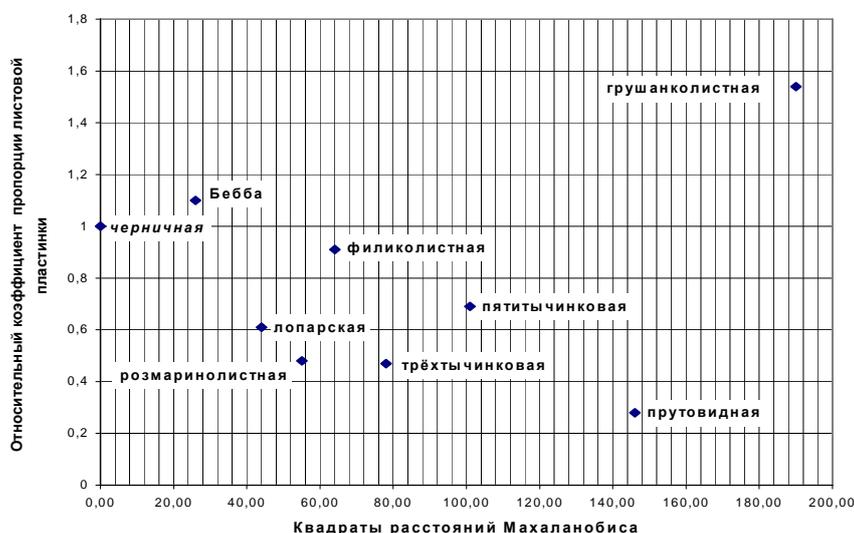


Рис. 1. Классификационно-диагностическая шкала видов ив лесной зоны Тюменской области

Таблица 1
Средние внутрикронные и индивидуальные фенотипические дистанции девяти видов ив, полученные по комплексу неусреднённых измерений листа

Вид	Средние значения SMD		Соотношение внутрикронных и индивидуальных SMD
	внутрикронные	индивидуальные	
Ива филиколистная	9,6	38,0	4,0 раза (25,0 %)
И. Бебба	7,8	23,4	3,0 раза (33,0 %)
И. лопарская	10,9	32,5	3,0 раза (33,5 %)
И. пятитычинковая	10,0	29,0	2,9 раз (34,5 %)
И. грушанколистная	9,4	26,9	2,9 раз (35,0 %)
И. трёхтычинковая	12,1	27,9	2,3 раза (43,0 %)
И. прутовидная	9,1	20,8	2,3 раза (44,0 %)
И. черничная	11,9	22,0	1,9 раз (54,0 %)
И. розмаринолистная	12,0	21,2	1,8 раз (57,0 %)

Таблица 2
Средние индивидуальные и межвидовые фенотипические дистанции девяти видов ив, полученные по комплексу усреднённых измерений листа

Вид	Средние значения SMD		Соотношение индивидуальных и межвидовых SMD
	индивидуальные	межвидовые	
Ива черничная	6,0	75,6	19,8 раз (5,1 %)
И. лопарская	4,7	66,5	14,1 раза (7,1 %)
И. грушанколистная	23,6	322,3	13,7 раз (7,3 %)
И. трёхтычинковая	7,1	96,8	13,6 раз (7,0 %)
И. розмаринолистная	6,0	73,7	12,3 раз (8,0 %)
И. Бебба	6,4	72,6	11,3 раз (8,8 %)
И. филиколистная	8,2	68,7	8,4 раз (11,9 %)
И. прутовидная	15,4	123,6	8,0 раз (12,5 %)
И. пятитычинковая	17,5	92,1	5,3 раз (19,0 %)

Таблица 3
Результаты двухфакторного дисперсионного анализа: зависимость значения фенотипической дистанции от иерархического уровня исследования и видовой принадлежности исследованных объектов. Иерархические уровни: внутрикронные и индивидуальные значения квадратов расстояний Махаланобиса

Факторы	SS	df	MS	F	P-значение	F крит.
Видовая принадлежность	11069	8	1384	9	1 E-11	2
Внутрикронные или индивидуальные SMD	98408	1	98408	621	6 E-114	4
Взаимодействие	11665	8	1458	9	2 E12	2
SS и MS внутри всего комплекса	225481	1422	159			

Таблица 4

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа: зависимость значения фенотипической дистанции от иерархического уровня исследования и видовой принадлежности исследованных объектов. Иерархические уровни: индивидуальные и межвидовые значения квадратов расстояний Махаланобиса

Факторы	SS	df	MS	F	P-значение	F крит.
Видовая принадлежность	243727	8	30466	6	9 E-07	2
Индивидуальные или межвидовые SMD	359309	1	359309	73	3 E-14	4
Взаимодействие	185175	8	23147	5	4 E-05	2
SS и MS внутри всего комплекса	617095	126	4898			

Результаты дискриминантного анализа достаточно надёжны: в выборке по неусреднённым значениям показатель лямбда Уилкса равен 0,014, аппроксимация $F(80; 25\ 930) = 310$, $p < 0,0001$; по усреднённым – показатель лямбда Уилкса равен 0,00017, аппроксимация $F(80; 655) = 24$, $p < 0,0001$. Все фенотипические дистанции между видами достоверны на высоком уровне значимости $p < 0,01$. Минимальная фенотипическая дистанция SMD (квадрат расстояния Махаланобиса), равная 10 наблюдалась между видами И. Бебба и И. черничная. Это значение незначительно превышает индивидуальные значения дистанций, вычисленные по усреднённым значениям измерений (табл. 2), однако достоверно. Максимальное значение SMD = 421 – между видами И. прутовидная и И. грушанколистная. Для каждого вида получены формулы классифицирующей функции. Общий процент корректных классификаций по классификационному матриксу – 97,5 %.

Форма листа представляет собой такой признак, в котором реализуются биологические и небиологические причины вариабельности, в ней проявляют себя разные источники изменчивости: генотипические, экологические, случайные и проморфологические. Экологические источники выявляются при переходе от изучения формы листа к выяснению внешних факторов, влияющих на её становление. Случайные предпосылки – это основа особой формы изменчивости, которая не зависит ни от генотипа, ни от внешней среды, а обусловлена внутренней механикой развития, которую описал Б.Л. Астауров на примере проявления фенотипических признаков асимметрично проявляющихся на разных сторонах тела, а В.А. Струнников и И. М. Вышинский в 1991 г. назвали реализационной [2]. А.Г. Васильев отмечает, что случайным является выбор пути развития, ведущий к данному варианту строения, но не сам вариант реализованной структуры, которая представляет собой формирование конкретного и регулярно воспроизводящегося в данной популяции состояния признака (модальности). Проморфологические предпосылки – это проявление в органической форме некоторых аспектов, не имеющих биологической специфики, таких, например, как аналогия между морозными узорами на окнах и листьями растений [3; 4]. Иллюстрацией таких закономерностей в современной морфологии можно увидеть в работах по определению архитектурных моделей тропических деревьев, модели побегообразования травянистых многолетников. Существование общих для всех организмов проморфологических правил формообразования в эволюции подтверждается нахождением всех предсказанных типов расчленения листовой пластинки, вытекающих из логически возможных способов (всего 81) этого расчленения. К явлениям такого характера можно отнести и понятие «конституциональный параллелизм» Н.П. Кренке (1933 – 1935) [4]. При

сопоставлении фенотипических дистанций между листьями одного дерева оказалось, что их вариация имеет значительный размах, большее значение которого перекрывается с пределами варьирования индивидуальных фенотипических дистанций. Это подтверждает, что на основе одного и того же генотипа возможно значительное варьирование формы листа. Значительные отклонения от среднего (или модального) значения – редкое событие, которое можно объяснить, в частности, тератогенным эффектом неблагоприятных условий среды, что требует отдельных исследований. У большинства обследованных нами видов ив среднее значение внутрикронного SMD примерно равно, а индивидуальная фенотипическая дистанция (между листьями разных особей) превышает внутрикронную в 1,8 – 4 раза. При сравнении двух произвольно взятых выборок нельзя сказать, велики эти различия или нет, поэтому для такой оценки требуется соотнести их как с межвидовыми, так и с внутривидовыми различиями, при этом необходима объективная оценка степени различий на разных иерархических уровнях. Наши исследования закономерностей варьирования фенотипических дистанций, выраженных квадратом расстояний Махаланобиса и полученных в результате дискриминантного анализа по комплексу десяти измерений листьев ив, показали, что средние внутрикронные фенотипические дистанции в 2-4 раза меньше, чем между отдельными особями (индивидуальные), а средние межвидовые – в 5 – 18 раз больше. Значимость этих соотношений подтверждена двухфакторным дисперсионным анализом. Разные модули такого анализа (табл. 3, 4) показали, что на уровень фенотипических дистанций достоверно влияют такие факторы как видовая принадлежность исследованных особей, иерархический уровень, к которому относится исследуемая выборка, а так же взаимодействие этих факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Валягина-Малютина Е.Т.* Ивы европейской части России. Иллюстрированное пособие для работников лесного хозяйства. М., 2004.
2. *Васильев А.Г.* Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург, 2005.
3. *Любищев А.А.* Проблемы систематики // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968. Т. 1. С. 7 – 29.
4. *Магомедмирзаев М.М.* Введение в количественную морфогенетику. М., 1990.

THE RESEARCH OF WILLOWS BIODIVERSITY STRUCTURE ON THE BASIS OF MATHEMATICAL PERFORMANCE OF THE LEAFS FORMS

N. F. Gasheva

Institute of the Problems of North Development, North Division, Russian Academy of Sciences, Tyumen

The data of the statistical analysis of a variation of values of squares of Mahalanobis distances are submitted. The indexes of the leafs form of nine willows species of a forest zone of the Tyumen region are object of research. The phenotipic distances between leafs inside a crown, different trees of one species and of different species were investigated.