

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКА *PSEUDEVERNIA FURFURACEA* (L.) ZOPF

Глотов Н.В.¹, Софронов Г.Ю.², Иванов С.М.¹, Теплых А.А.³, Суетина Ю.Г.¹

¹ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет», Йошкар-Ола, Россия (424000, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1), e-mail: nvglotov@inbox.ru

²Университет Маквори, Сидней, Австралия (2109, Новый Южный Уэльс, Сидней), e-mail: georgy.sofronov@mq.edu.au

³Филиал ФБУ «Российский центр защиты леса» – «Центр защиты леса Республики Марий Эл», Йошкар-Ола, Россия (424004, Йошкар-Ола, ул. Комсомольская, 83), e-mail: TeplyhAA@mail.ru

Анализ онтогенетических спектров популяций эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* на территории Республики Марий Эл проводился с учетом гетерогенности спектров на разных деревьях (разных субвыборках) в пределах выборок, показаны большие расхождения с результатами анализа, не учитывающего гетерогенность в пределах выборок. Онтогенетические спектры положительно асимметричны с максимумом на особях v_2 онтогенетического состояния; практически отсутствуют g_3 , ss и s особи, их суммарная частота составляет 0,4 %. Индекс возрастности Δ разных выборок варьирует в пределах 0,213–0,300, на 1 %-м уровне значимы лишь 3 парных сравнения выборок, на 5 %-м – 6 парных сравнений; индекс восстановления I_1 варьирует в пределах 0,418–0,714, на 5 %-м уровне значимы лишь 5 парных сравнений. Доля влияния межвыборочных различий в общей изменчивости онтогенетических спектров, оцененная разными методами, составляет около 30 %, т.е. большая доля изменчивости спектров сосредоточена в пределах выборки.

Ключевые слова: онтогенетическое состояние особей, онтогенетический спектр популяции, гетерогенные выборки, сравнение параметров онтогенетических спектров, регрессия для упорядоченных классов, *Pseudevernia furfuracea*.

ONTOGENETIC SPECTRA OF POPULATIONS OF EPIPHYTIC LICHEN *PSEUDEVERNIA FURFURACEA* (L.) ZOPF

Glotov N.V.¹, Sofronov G. Y.², Ivanov S.M.¹, Teplykh A.A.³, Suetina Y.G.¹

¹Mari State University, Yoshkar-Ola, Russia (424000, Republic of Mari El, Yoshkar-Ola, Lenin Square 1), e-mail: nvglotov@inbox.ru

²Macquarie University, Sydney, Australia (2109, New South Wales, Sydney, North Ryde, Balaclava Road), e-mail: georgy.sofronov@mq.edu.au

³Russian Center for forest protection, Republic of Mari El, Yoshkar-Ola, Russia (424004, Republic of Mari El, Yoshkar-Ola, Komsomolskaya Street 83), e-mail: TeplyhAA@mail.ru

Analysis of ontogenetic spectra of populations of epiphytic lichen *Pseudevernia furfuracea* collected in the Republic of Mari El was conducted taking into consideration the heterogeneity of spectra on different trees (different subsamples) within the samples. These results significantly differ from approaches that do not take into account the heterogeneity within the samples. The ontogenetic spectra of the samples are positively skewed with the maximum at ontogenetic state v_2 . There are very few individuals in ontogenetic states g_3 , ss or s and their total frequency is 0.4 %. Average population age Δ varies for different samples in the range 0.213–0.300; only three paired comparisons are statistically significant at 1% significance level, whereas six comparisons are significant at 5 % significance level. Recovery index I_1 varies in the range 0.418–0.714; only five paired comparisons are significant at 5 % significance level. Using different methods, we estimate the proportion of between-sample variability in the total variability of ontogenetic spectra, which is about 30 %. This means that variability within the sample is the largest proportion of the total variability.

Keywords: ontogenetic state of individuals, population ontogenetic spectra, heterogeneous samples, comparison of parameters of ontogenetic spectra, ordinal regression model, *Pseudevernia furfuracea*.

Введение

Каждую особь любого вида живых организмов характеризует возраст. Различают календарный возраст, измеряемый физическими единицами времени, и биологический

возраст, определяемый по совокупности различных морфологических, физиологических, биохимических и т.п. признаков организма. Использование понятия биологический возраст оказывается необходимым в популяционной биологии растений и лишайников, особенно в тех случаях, когда определение календарного возраста не представляется возможным [7]. В индивидуальном развитии (онтогенезе) особи растения и лишайника на основе совокупности морфологических маркерных признаков различают последовательные *онтогенетические периоды* – латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный. В пределах каждого из них определяют последовательные дискретные *онтогенетические состояния*.

Таким образом, непрерывный процесс онтогенеза растений и лишайников описывается набором последовательных онтогенетических состояний, и онтогенетическое состояние является качественным (не количественным!) признаком особи. Заметим, что поскольку последовательные онтогенетические состояния упорядочены во времени, календарный и биологический возраст особей неизбежно сильно скоррелированы, при этом особи одного онтогенетического состояния могут иметь разный календарный возраст.

А.А. Уранов [7], исходя из логистической кривой роста особи в течение онтогенеза, ввел весовой коэффициент (численную характеристику) каждого онтогенетического состояния. Рассматривая совокупность особей популяции, можно построить онтогенетический спектр популяции.

Методика сбора материала для характеристики онтогенетического спектра популяции заключается в том, что каждая выборка включает несколько субвыборок, собранных в разных частях популяции, в разные годы и т.п. При исследовании, например, эпифитных лишайников учитываются особи (слоевища) всех онтогенетических состояний отдельно на каждом дереве, с последующим суммированием данных в пределах местообитания или определенного форофита. Таким образом, единицей наблюдения здесь является отдельное дерево.

Однако суммирование материалов субвыборок (дерево для эпифитных лишайников) и рассмотрение данных по выборке в целом правомочно только в случае гомогенности выборки – распределения разных субвыборок в пределах выборки статистически значимо не различаются, т. е. они могут быть описаны одним полиномиальным распределением [10].

Цель настоящей работы – предложить методы статистического анализа онтогенетической структуры популяции эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf с учетом избыточной изменчивости, гетерогенности субвыборок в пределах выборки.

Материалы и методы

Слоевища *P. furfuracea* собирали с деревьев, произрастающих на 9 пробных площадях на территории Республики Марий Эл – табл. 1. Две пробные площади заложены на территории

Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Одна – в сосняке зеленомошном, деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) представлены двумя классами возраста: большая часть (85 %) в возрасте 60–80 лет, выборка слоевищ 1а; остальные деревья (15 %) в возрасте 100–120 лет, выборка слоевищ 1б. Другая пробная площадь заложена также в сосняке зеленомошном с участием березы повислой (*Betula pendula* Roth.). Слоевища *P. furfuracea* собирали с рядом расположенных деревьев сосны обыкновенной (выборка 2а) и березы повислой (выборка 2б).

Три пробные площади заложены на территории Старожильского лесничества Медведевского района в окрестностях верхового болота: выборка 3 взята на деревьях сосны в сосняке черничном, примыкающем к болоту; выборка 4 – на сосне в сосняке кустарничково-сфагновом непосредственно на болоте; выборка 5 – на березе пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в березняке осоково-белокрыльничково-сфагновом у противоположного края болота.

Четыре выборки взяты на сосне на территории Керебелякского лесничества Национального парка «Марий Чодра»: на рядом расположенных участках сосняка брусничного – выборка № 6 (в мезоповышении) и выборка № 7 (в мезопонижении); на рядом расположенных участках сосняка лишайниково-мшистого – выборка № 8 (в мезоповышении) и выборка № 9 (в мезопонижении). На каждом дереве слоевища учитывали до высоты 4 м, определяя их онтогенетическое состояние, описанное в [4]. Выборка № 4 включает 47 деревьев, в остальных выборках – по 10–20 деревьев. Число слоевищ на дереве варьирует от нескольких до полутора сотен, только в выборке № 8 число слоевищ варьирует от 64 до 238 и в выборке № 9 – от 93 до 359.

В природных популяциях лишайников онтогенетические спектры могут быть построены, начиная с v_1 онтогенетического состояния, поскольку слоевища начальных онтогенетических состояний имеют микроскопические размеры, а видовую принадлежность *in* особей иногда трудно идентифицировать.

Таблица 1. Характеристика местообитаний *P. furfuracea*

Местоположение	№ пробной площади	Тип леса, состав древостоя	Бонитет древостоя	Полнота	№ выборки	Форофит	Характеристика древостоя		
							Возраст, г	Высота, м	Диаметр ствола, см
Заповедник "Большая Кокшага"	1	Сосняк зеленомошный, 10С+Б	I	0,7	1a	сосна	65	21	22
					1b	сосна	110	26	43
	2	Сосняк зеленомошный, 9С1Б	II	0,8	2a	сосна	65	20	20
					2b	береза повислая	45	16	15
Старожильское лесничество	3	Сосняк черничный, 10С	II	0,8	3	сосна	70	21	16
	4	Сосняк кустарничково-сфагновый, 10С	V	0,5	4	сосна	110	15	20
	5	Березняк осоково-белокрыльничково-сфагновый, 10Б	II	0,7	5	береза пушистая	62	17	16
Керебелякское лесничество	6	Сосняк брусничный, 7СЗБ	I	0,8	6	сосна	65	21	29
	7				7	сосна	65	24	28
	8	Сосняк лишайниково-мшистый, 6С4Б	II	0,7	8	сосна	60	26	20
	9				9	сосна	60	27	20

Для проверки однородности онтогенетических спектров субвыборок в пределах выборки использовали критерий хи-квадрат [10]. Для анализа онтогенетических спектров проводили оценку и сравнение параметров онтогенетических спектров. Использовались следующие параметры: индекс возрастности популяции Δ (средняя возрастность популяции) [7], индекс восстановления I_1 (отношение числа прегенеративных особей к сумме прегенеративных и генеративных) [1]. Так как можно рассматривать параметр I_1 как вероятность в биномиальном распределении, то проводилась оценка дисперсии данного параметра для выборки с учетом и без учета гетерогенности субвыборок в пределах выборки [2].

Значения параметров были вычислены для каждого дерева. Для оценки значения параметров выборок, учитывая гетерогенность субвыборок, использовалась процедура ресамплинга [8]: проводилась бутстреп-процедура для распределений субвыборок в пределах выборки, для полученной псевдо-выборки вычислялось значение индекса. Медиана распределения значений индекса выборки, полученных в ходе рандомизации, является точечной оценкой параметра, доверительный интервал для оценки находится из соответствующих квантилей. Для сравнения значений параметров проводили дисперсионный анализ (модель I) и множественные сравнения с помощью критерия Шеффе. Чтобы обойти условия применения обычного дисперсионного анализа [10], использовали рандомизационную процедуру [8]: осуществлялось случайное перемешивание значений параметра субвыборок между выборками без повторений, для данных полученных после перестановки вычислялось F-значение, в результате рандомизационной процедуры получали распределение F-значений. Доля значений, больших чем F-значение, полученное для исходных данных, есть статистическая значимость разницы между выборками.

Для оценки доли влияния изменчивости между онтогенетическими спектрами выборок в общей изменчивости проводили дисперсионный анализ (модель II), используя бутстреп (извлечение с повторением значений параметра для площадок в каждой выборке) [8]. Для оценки доли влияния использовали также регрессионную модель для упорядоченных классов [9]. Для того чтобы учесть объемы выборок и субвыборок, проводили процедуру взвешивания. Во всех процедурах ресамплинга число итераций равно 10000.

При анализе данных использовали среду «R» и пакет «Statistica», для сравнения параметров онтогенетических спектров была использована программа «OntoParam» [3], для построения регрессионной модели для упорядоченных классов был использован пакет «ordinal» среды «R».

Результаты и обсуждение

На рисунке 1 показаны онтогенетические спектры популяций (выборок), жирная линия – суммарные данные. Можно видеть, что все спектры выражено положительно асимметричны (правый хвост распределения длиннее левого) с максимумом на особях v_2 онтогенетического состояния. Заметим, что частота g_3 , ss и s особей в природных популяциях *P. furfuracea* очень мала (в среднем 0,4 %), поскольку они плохо удерживаются на стволе дерева [5, 6]. Это делает бессмысленным анализ индекса старения I_2 .

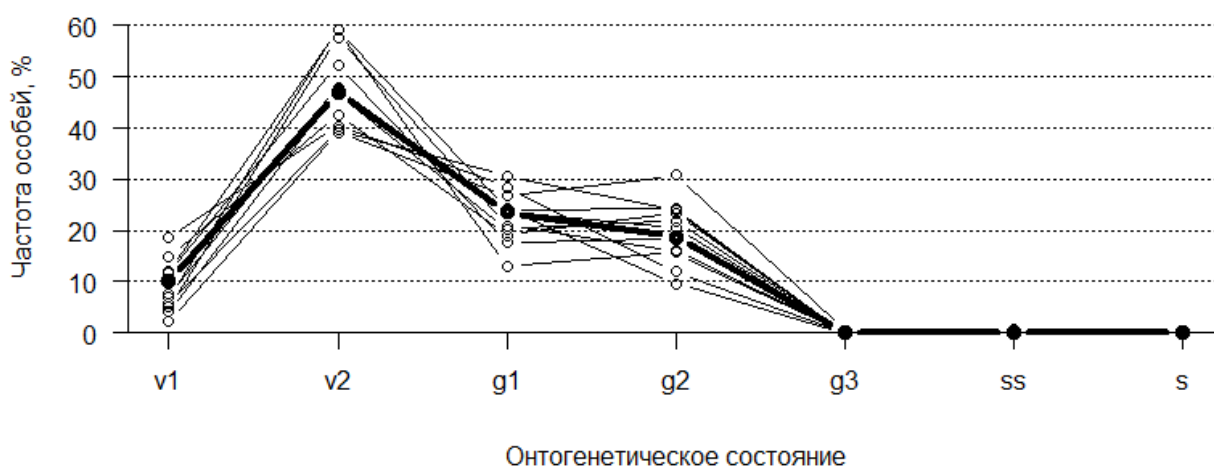


Рис. 1. Онтогенетические спектры выборок *P. furfuracea*, жирная линия – суммарный спектр

Изменчивость спектров разных выборок охватывает довольно широкую полосу, но возникает вопрос, можно ли их сравнивать, объединяя в каждой выборке данные по субвыборкам? Частоты v_1 особей гетерогенны во всех изучаемых выборках, т.е. субвыборки различаются статистически значимо в пределах своей выборки ($p = 0,0018 \cdot 10^{-42}$), частоты особей других состояний гетерогенны в 6-7 выборках ($p = 0,033 \cdot 10^{-11}$). Отношение величины наблюдаемой дисперсии к ожидаемой биномиальной дисперсии (при случайных флуктуациях субвыборок) может достигать для частот разных онтогенетических состояний 10. Точно так же выявляется избыточная изменчивость между субвыборками по коэффициенту восстановления I_1 . Если пренебречь избыточной изменчивостью и попарно сравнивать онтогенетические спектры разных выборок, то из 55 попарных сравнений статистически значимыми на 1 %-ом уровне оказываются 50! Проводимый далее анализ учитывает эту избыточную изменчивость.

Результаты сравнения индексов возрастности Δ разных выборок показаны на рис. 2. Значения Δ для разных выборок распределены по шкале довольно равномерно. На 1 %-м уровне значимы лишь 3 парных разности, на 5 % – 6 разностей из возможных 55. Как было отмечено выше, сравнение онтогенетических спектров без учета изменчивости между субвыборками в пределах выборки выявляют 50 значимых разностей из 55, при этом на гораздо более высоком уровне значимости. Различия между величинами Δ могут быть связаны с особенностями древостоев, с особенностями субстратов. Так, на 5 %-м уровне различаются выборки с близко расположенных пробных площадей, но на разных форофитах – выборки 3 и 5; выборки 8 и 9 на сосне, в одном типе леса, но при разном положении в рельефе (повышение и понижение). В то же время ничем не выделяется выборка 4 в сосняке кустарничково-сфагновом на верховом болоте.

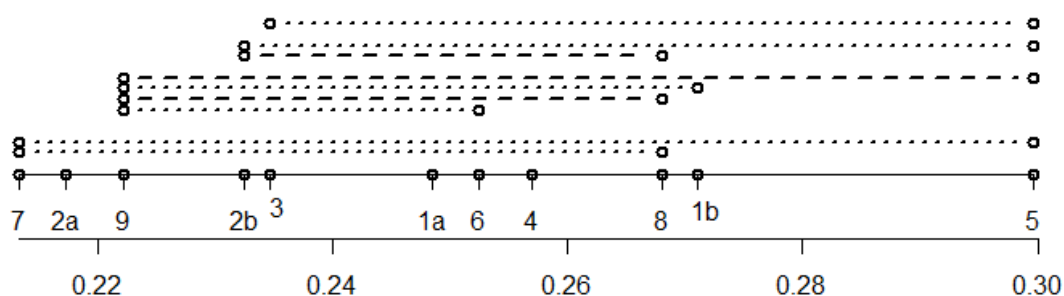


Рис. 2. Сравнение индексов возрастности Δ разных выборок. Внизу – шкала значений Δ ; выше положение выборок на шкале Δ ; - - - $p < 0,01$; $p < 0,01$

Индекс восстановления I_1 , тесно скоррелирован с индексом возрастности Δ (коэффициент ранговой корреляции Спирмена равен $-0,95$, $p < 10^{-4}$), что связано с очень малой долей g_3 , ss и s особей. По I_1 выявляются статистически значимые различия на 5 %-м уровне только для 5 пар выборок (рис. 3).

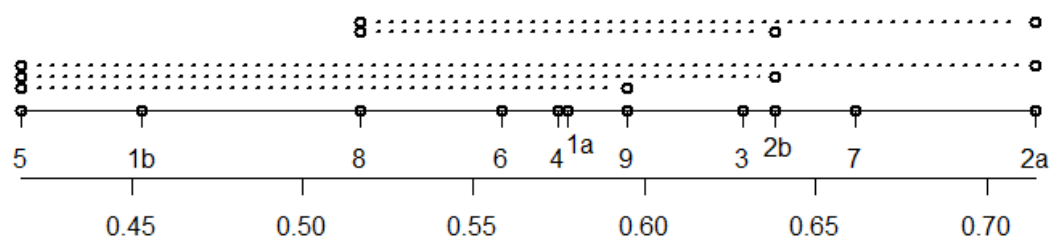


Рис. 3. Сравнение индексов восстановления I_1 разных выборок. Внизу – шкала значений I_1 ; выше положение выборок на шкале I_1 ; $p < 0,01$

Оценки доли влияния межвыборочной изменчивости в общей изменчивости, проведенные с помощью ресамплинга на основе модели II рандомизационного дисперсионного анализа, дали для Δ 0,339 (95 %-ый доверительный интервал: 0,181–0,514) и для I_1 – 0,204 (0,087–0,351). Наглядное представление о сравнительной величине меж- и внутригрупповой изменчивости онтогенетических спектров дают результаты применения регрессии для упорядоченных классов (рис. 4). Здесь выборки упорядочены по возрастанию значений средних для выборки эффектов (темные кружки), и в пределах каждой выборки видна большая изменчивость онтогенетических спектров *P. furfuracea* на отдельных деревьях в пределах выборки (светлые кружки). Количественная оценка доли межвыборочной изменчивости дает 0,297.

Таким образом, все три подхода (анализ Δ , I_1 и регрессия для упорядоченных классов) дают сходные результаты: основная изменчивость онтогенетических спектров *P. furfuracea*, несмотря на разнообразие экологических условий и субстратов разных выборок, сосредоточена внутри выборок (между спектрами разных деревьев на одной пробной площади). В значительной мере это определяется, скорее всего, небольшим числом градаций онтогенетических состояний в спектрах выборок *P. furfuracea*.

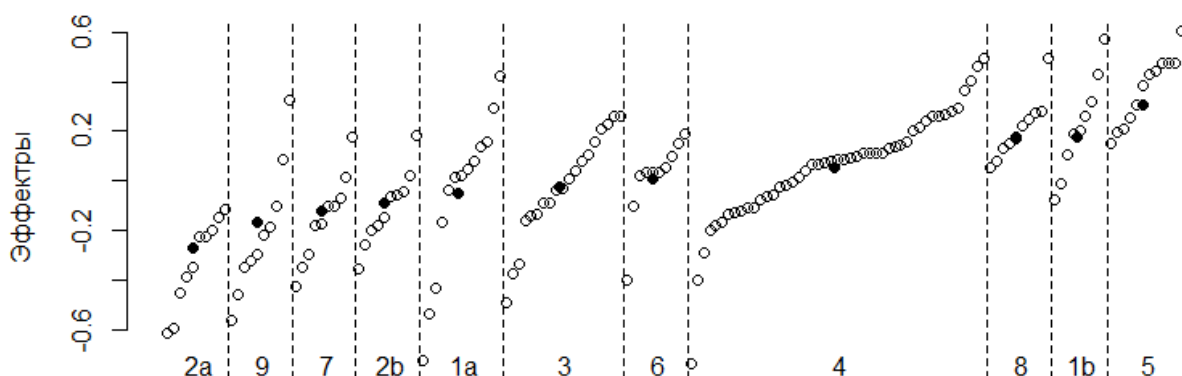


Рис. 4. Результаты применения регрессии для упорядоченных классов к анализу изменчивости онтогенетических спектров выборок *P. furfuracea*. Объяснения в тексте

Выводы

1. Онтогенетические спектры популяций эпифитного лишайника *P. furfuracea* выражено левовершинные с максимумом на v_2 онтогенетическом состоянии. Слоевидица онтогенетических состояний, начиная с g_3 , практически отсутствуют (их доля не превышает 0,4 %).
2. Онтогенетические спектры субвыборки в пределах выборки сильно различаются. Об этом свидетельствует варьирование частот отдельных онтогенетических состояний, и систематическое превышение наблюдаемой дисперсии частот онтогенетических состояний по отношению к биномиальной (до 10 раз).
3. Результаты анализа без учета внутривыборочных различий онтогенетических спектров сильно расходятся с результатами анализа с учетом этих различий, приводя к ложным выводам.
4. Доля межвыборочной изменчивости в общей изменчивости онтогенетических спектров составляет: для Δ – 0,339, для I_1 – 0,204, для регрессии упорядоченных классов – 0,297. Таким образом, применение всех методов анализа указывает на то, что бóльшая изменчивость онтогенетических спектров сосредоточена в пределах выборок.

Настоящая работа выполнена при поддержке Гранта РФФИ (проект № 12-04-01251).

Список литературы

1. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. I. С. 146-149.
2. Кокрен У. Методы выборочного исследования. М.: Статистика, 1976. 440 с.
3. Программа для оценки и сравнения параметров онтогенетических спектров популяций растений и лишайников при гетерогенности выборки «OntoParam» // МарГУ: сайт. URL: <http://marsu.ru/structur/BasicUnits/fackultet/bhbf/program.php> (дата обращения: 21.02.2014).
4. Суетина Ю.Г. Онтогенез и жизненность слоевищ лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: материалы международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. Казань, 2006. Ч. 1. С. 222-224.
5. Суетина Ю.Г., Теплых А.А. Возрастно-виталитетная структура популяции эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в сосняке лишайниково-мшистом // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сборник материалов II всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. С. 286-288.
6. Теплых А.А. Пространственная и возрастно-виталитетная структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в условиях верхового болота // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага. Вып. 3. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. С 143-158.
7. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
8. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
9. Agresti A. Categorical Data Analysis. John Wiley & Sons. 2002. 710 p.
10. Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. New York: H.W. Freeman and company, 1995. 891p.

Рецензенты:

Безель В.С., д.б.н., профессор, в.н.с., Института экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург.

Воскресенская О.Л., д.б.н., профессор, зав. кафедрой экологии ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет» Министерства образования и науки РФ, г. Йошкар-Ола.