

Изменчивость формы листовой пластинки видов рода *Ficus* L. в разных экологических условиях

А. З. ГЛУХОВ, И. И. СТРЕЛЬНИКОВ

Донецкий ботанический сад НАН Украины
83059, Донецк, просп. Ильича, 110
E-mail: ivanstrel87@gmail.com

Статья поступила 17.10.2013

АННОТАЦИЯ

Морфологическая изменчивость листового аппарата в ответ на разные уровни освещения детерминруется не только доступной солнечной радиацией, но и комплексом преадаптаций к другим факторам среды. Данные о влиянии климатических характеристик природных ареалов на проявляемые различия теневых и световых листьев остаются недостаточными. В работе исследовались различия форм листовых пластинок 15 видов рода *Ficus* L. Определена связь установленной пластичности с климатическими условиями природного обитания видов. Выявлена положительная зависимость с количеством и годовой амплитудой осадков и температурной сезонностью.

Ключевые слова: *Ficus* L., пластичность, статистический анализ форм, моделирование экологических ниш, многомерная координация.

Фенотипическая пластичность, или способность конкретного генотипа формировать различные фенотипы под действием разных экологических условий, является средством выживания в гетерогенной окружающей среде. Для растений пластичность особенно важна, учитывая их неподвижный образ жизни [González, Gianoli, 2004].

Изменчивость растительного организма является важным феноменом развития, но более ясен интерес, сфокусированный на утилитарной роли пластических ответов как адаптивных инструментов. Согласно различным моделям эволюции изменчивости, почти универсально принимается предпочтительность варибельного ответа на факторы окружающей среды. [Schlichting, 1986].

Среди различных форм морфологической изменчивости особое значение занимает ва-

риабельность морфологических и физиологических признаков листьев, развивающихся в разных условиях освещения. Разными авторами показана связь пластичности листового аппарата с несколькими факторами. Выявлена адаптивная компенсаторная роль изменения морфометрических и анатомических параметров листовых пластинок в ответ на затенение [Sultan, 2003; Sack, Frole, 2006]. Другое обширное направление исследований связывает фенотипическую пластичность листьев с экологическими стратегиями видов. Виды ранней и поздней сукцессии значительно отличаются по характеру как морфологического, так и функционального ответа на разные уровни освещения [Strauss-Debenedetti, Bazzaz, 1991; Dahlgren et al., 2006]. В некоторых работах наблюдаемая изменчивость объяснялась принадлежностью к экологичес-

кой группе теневыносливых или светолюбивых видов [Goulet, Bellefleur, 1986; Bloor, Grubb, 2004]. Следовательно, в формировании пластического ответа на фактор освещения вовлекается вся совокупность экологических условий, в которых существует вид, а не только доступность солнечной радиации. При этом изменчивость организма рассматривается как проявление преадаптаций или реакций на микроклиматические факторы среды. Из определения же фенотипической изменчивости следует, что главную роль должны играть макроклиматические характеристики, в пределах которых происходит формирование генофонда конкретного вида. Исследованиями показана связь между климатическими характеристиками ареалов и внутривидовой вариабельностью различных черт растений [Kent, Road, 1991; Royer et al., 2008]. Однако работ по оценке вклада макроклимата ареалов обитания в проявляемый морфологический ответ листового аппарата на разные условия освещения ранее не проводилось.

При изучении пластичности широко используется анализ физиономических параметров листовых пластинок. В большинстве исследований применяются методы классической биометрии, в основе которых лежит оценка линейных размеров, площадей и отношений этих параметров. Несмотря на универсальность таких подходов, в настоящее время наблюдается нарастающий интерес к методам так называемой современной морфометрии. В их основе лежит статистический анализ конфигурации опорных точек формы вне влияния размерных характеристик [Claude, 2008]. Метод позволяет оценивать характер изменения одновременно всей совокупности точек, составляющих форму листовой пластинки, и поэтому имеет преимущества перед классическими подходами [Viscosi, Cardini, 2011]. Современная морфометрия еще не получила широкого распространения при анализе морфологических ответов листьев на условия освещения, требуется дополнительная оценка ее эффективности.

Для анализа возможного вклада климатических факторов в пластический ответ растений на факторы затенения исследовались формы листовых пластинок теневых и световых листьев 15 видов рода *Ficus* L. Этот

род был выбран по следующим причинам: виды фикусов весьма распространены в практике внутреннего озеленения, что объясняет необходимость лучшего понимания механизмов, вовлеченных в процесс их акклиматизации; в естественной среде представители рода играют важную экологическую роль, прежде всего, как круглогодичный источник пищи для большого количества плоядных животных [Lambert, Marshall, 1991]. Поэтому большую значимость имеет информация о связи адаптивных потенциалов этих видов с климатическими параметрами ареалов обитания.

Для достижения целей исследования были определены следующие задачи: оценить возможность использования методов современной морфометрии для анализа изменчивости листовых пластинок как реакции на изменение светового фактора; установить роль климатических характеристик природной среды обитания видов в качестве возможных детерминантов уровня проявляемой морфологической пластичности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась на базе оранжерейного комплекса Донецкого ботанического сада НАН Украины. Исследовались 15 видов рода *Ficus* L.: *F. benjamina* L., *F. binnendijkii* Miq., *F. craterostoma* Warb. ex Mildbr., *F. cyathistipula* Warb., *F. elastica* Roxb. ex Hornem., *F. macrophylla* Roxb., *F. microcarpa* L. f., *F. natalensis* ssp. *leprieurii* (Miq.) C. C. Berg., *F. pumila* L., *F. religiosa* L., *F. rubiginosa* Desf. ex Vent., *F. sycomorus* L., *F. thonningii* Blume, *F. vallis-choudae* Delile, *F. watkinsiana* F. M. Bailey. Календарный возраст растений варьировал от 12 до 40 лет, при этом все растения находились в репродуктивном возрасте. Микроклимат оранжерейного комплекса характеризуется высокой вариабельностью доступности солнечной радиации в течение года. Средняя освещенность в период с 2008 по 2012 г. изменялась от 12 285 в июле до 1274 лк в декабре. Максимальная освещенность летнего периода в полдень достигала 22 906 лк. Средняя температура воздуха варьировала от 27,7 °C в июле до 16,1 °C в январе. В случае ранних осенних заморозков температура могла опускаться на непродолжительное время

ниже 10 °С. При этом на исследуемых растениях не наблюдалось следов поражения холлом. Средняя влажность воздуха оставалась практически постоянной в течение года и изменялась от 88,2 % в марте до 93,1 % в августе.

Форму листовых пластинок анализировали на основе эллиптического анализа Фурье. Оценивали разницу между теневыми и световыми листьями. Световыми листьями считали те, которые располагались на участках кроны, не затененных в течение всего дня. Теневые листья собирали с участков кроны, значительно затененных структурными элементами оранжереи или другими растениями. Участки подбирали таким образом, чтобы в течение всего дня на них не попадали прямые лучи света. Максимальная освещенность побегов в затененных участках кроны не превышала 800–900 лк. Для анализа собирали только полностью сформированные листья. Для каждого вида определяли порядковый номер первого полностью сформировавшегося листа, начиная от апекса побега. После этого со всех отобранных побегов собирали по 5–10 (в зависимости от вида) листьев, начиная с установленного номера. Рассматривались листья, сформировавшиеся в течение последних двух лет. Для одного вида собирали не менее 40 листьев в различных условиях освещенности.

Непосредственно после сбора от листьев отделяли черешки и получали цифровые изображения листовых пластинок с помощью сканирования при разрешении 236,2 точек на см. Первичную обработку проводили в среде пакета FIJI [Schindelin, 2012]. На этом этапе изображения переводили в двухбитный формат процедурой цветового порога. Для избавления от шумов по краю листовой пластинки использовали процедуру закрытия бинарных объектов и медианный фильтр по трем пикселям. Дальнейший анализ формы проводили с помощью языка программирования R 3.0.1 [R Core Team, 2013]. Общая схема соответствовала рекомендациям [Claude, 2008] с некоторыми изменениями. Процедуру получения дескрипторов форм можно описать следующим образом: из растровых изображений получали координаты краевых пикселей, формирующих контур листовой пластинки, на полученных контурах расставляли опор-

ные точки, избавлялись от влияния размера и положения с помощью прокрустовой подгонки, определяли базовую линию контуров, находили гармоники эллиптического Фурье разложения форм, на основании гармоник реконструировали усредненные формы листьев.

Во всех случаях средние формы листовых пластинок сохраняли компонент флуктуирующей асимметрии, который вносит неинформативную долю различий при сравнении теневых и световых листьев. Для предотвращения этого эффекта каждый контур листа использовался дважды: в прямом и зеркальном относительно продольной оси отображении. Эту процедуру можно представить как включение в анализ одновременно и дорзальных, и вентральных очертаний листовых пластинок.

Для взаимной привязки контуров листовых пластинок использовали метод псевдоопорных точек. Хотя выбор в качестве опорных точек гомологичных анатомо-морфологических структур дает более точные результаты [Viscosi, Cardini, 2011], в нашем случае данный подход был неприемлем. Ввиду значительных различий между морфологией листовых пластинок разных видов фикусов, выделить на них достаточное количество гомологичных точек не представляется возможным. В результате в качестве опорных использовали точки, расположенные вдоль контура на равном расстоянии друг от друга. Для этого вручную выбирали осевую линию, проходящую через две точки: место входа черешка в листовую пластинку и апекс листа. Полученная линия разделяла контур на две части. На каждой из них автоматически располагались 19 точек. Таким образом, на каждом абрисе выделяли 40 опорных точек.

После процедуры общей прокрустовой подгонки всех форм листовых пластинок рассчитывались значения гармоник Фурье разложения. Предварительный анализ показал, что первые девять гармоник описывают 99% разнообразия форм. Для большей точности количество определяемых гармоник установили равным 18.

На следующем этапе проверяли гипотезу о различии между формами теневых и световых листьев каждого из видов. Для этого применяли метод множественного дисперси-

онного анализа. В качестве переменных использовали значения всех гармоник кроме первой. Группирующая переменная – фактор, относящий контур к одному из типов листьев. Достоверными считали различия при $p < 0,05$.

Дальнейший анализ проводили путем сравнения средних форм теневых и световых листьев. Формы реконструировали из усредненных гармоник Фурье разложения. Результирующие контуры задавались через 300 точек. Для определения количественной разницы между очертаниями теневых и световых листьев использовали метод матриц различия форм [Claude, 2008]. Данный подход позволяет рассчитать вклад каждой из 300 точек в общее различие абрисов. Для удобства интерпретации листовую пластинку делили в длину на пять частей, ограниченных отрезками контура равной протяженности. Изменчивость определяли для каждой из частей листовой пластинки. Показатель изменчивости рассчитывали как сумму вкладов всех точек, входящих в отрезок контура.

Климатические характеристики ареалов природного распространения видов определяли картографическими методами. На основе моделирования экологических ниш выделяли наиболее вероятные территории произрастания. Картографические модели подготавливали с применением пакета OpenModeller Desktop 1.1.0. [Munoz, 2011]. Рабочим алгоритмом выбрали GARP. В качестве входных данных о биоклиматических переменных применяли 20 растровых слоев [Hijmans et al., 2005], которые отображают глобальное распределение основных показателей температуры, осадков и высот над уровнем моря. Детализация названных карт составляла 2,5', что равняется 5 км на экваторе. Карта высот имела более мелкий масштаб – 30'' на пиксел. Исходные данные о координатах находок видов получали из базы данных проекта Global biodiversity information facility [Telepius, 2011]. При составлении таблицы с указанием местоположения находок учитывали только данные натурных сборов или наблюдений. По визуальной оценке исключали из таблиц записи, достоверность которых вызывала сомнение. Так, для ряда видов в базе данных указаны места сборов на территории

ях, которые заведомо не принадлежат к ареалам природного распространения (места интродукции на других континентах или в закрытом грунте). Так же исключали из выборки наблюдения, относящиеся к искусственным насаждениям или городским территориям. После построения модели получали глобальные растровые покрытия со значениями от 0 до 1. Такие карты показывают насколько совокупность климатических факторов в каждой точке отвечает экологической валентности конкретного вида. Для дальнейшего анализа участки покрытия со значениями выше 0,8 считали территориями, подходящими для произрастания (пространственным отображением потенциальной экологической ниши). Границами полученных полигональных объектов выбирали границы административных территорий, на которых встречаются виды. Данные о территориальной принадлежности брали из государственных флор и описаний видов. Результирующие области считали ареалами естественного распространения. Климатические характеристики определяли путем учета всех значений пикселей биоклиматических карт, которые попадают в пределы ареала. Кроме исходных карт для получения переменных климата применяли растровые покрытия индекса аридности и потенциальной эвапотранспирации [Zomer et al., 2008]. Также использовали данные по освещенности территорий. Исходные таблицы по глобальному распределению прямой и рассеянной солнечной радиации и длине светового дня получали с сайта NASA SSE [SSE, 2008]. По этим данным рассчитывали показатели прямой и рассеянной солнечной радиации и стандартное отклонение этих параметров в течение года. Аналогично были подготовлены данные о стандартном отклонении длины светового дня от годового среднего. Из полученных точечных карт с помощью интерполяции методом сплайнов формировали глобальные растровые покрытия с дискретизацией 2,5'. Все манипуляции с картографическим материалом проводились в среде Quantum GIS Worclow 1.8.0. [Development Team, 2013].

В результате получали по 27 выборок климатических параметров для каждого вида. В дальнейшем анализе использовали описательные статистики каждой из выборок:

среднее и медианное значение, стандартное отклонение, ошибка медианы, межквартильный размах, коэффициент асимметрии и эксцесс. Под климатическими характеристиками вида мы будем подразумевать совокупность значений названных статистик по каждому из параметров климата.

Вся последующая обработка проводилась с помощью языка R. На первом этапе проверяли гипотезы о зависимости общей изменчивости листовых пластинок от каждого из установленных климатических параметров. Проверку осуществляли с помощью теста Мантеля [Lichstein, 2007]. Матрица, описывающая изменчивость, строилась по различиям пяти участков листовых пластинок. Матрицы климатических расстояний рассчитывали отдельно по каждой из найденных климатических характеристик. Достоверность статистики проверяли методом перестановок, количество итераций устанавливали равным 10 000. Описанный анализ является множественным сравнением, следовательно, р-значения тестов должны быть скорректированы. С этой целью применяли процедуру контроля уровня ложных открытий [Benjamini, Hochberg, 2000].

Для углубленного анализа и интерпретации зависимостей использовали методы многомерной координации. Сначала проецировали поверхности градиентов значимых климатических характеристик на пространство координации изменчивости видов. Координацию видовых признаков выполняли методом анализа избыточности. После строили регрессионные модели связи значений основных компонент для видов со значениями их климатических характеристик. Полученные модели располагали в виде поверхности изолиний в двухмерном пространстве координации [Dixon, 2003]. По взаимному расположению векторов изменчивости листовых пластинок и климатических градиентов судили о свойствах их взаимосвязи. На следующем этапе пытались выделить группу климатических характеристик, которая наилучшим образом описывает наблюдаемые различия по изменчивости листьев между видами. Для этого применяли метод ограниченной координации на базе анализа канонической координации [Borcard et al., 2011]. Об оптимальности модели судили по информационному критерию

Акаике и доле разнообразия, которую описывают выбранные переменные. Еще одним условием являлось отсутствие в модели сильно коррелирующих детерминантов. Достоверность моделей рассчитывали перестановочным тестом на основе 10 000 итераций.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе работы подготовлено 1406 изображений листовых пластинок. С учетом использования каждого изображения дважды, в анализ вовлечено 2812 контуров. После этапа прокрустовой подгонки получили значения гармоник Фурье декомпозиции форм. Множественный дисперсионный анализ на основе 17 гармоник (первая гармоника является константной для всех форм и, следовательно, не содержит информации о различиях) показал, что у всех видов, кроме *F. sycotorus*, световые листья достоверно отличаются от теневых по форме. Следует отметить, что надежность выводов статистического анализа оказалась достаточно высокой. У всех видов с различающимися листьями р-значение дисперсионного анализа было меньше 0,01.

По значениям гармоник были реконструированы средние формы листовых пластинок. На рис. 1 представлены результаты визуализации средних форм теневых и световых листьев по методу тонких пленок.

При первичной оценке изображений можно однозначно констатировать, что различия форм не являются изомерными. У большинства видов отчетливо выделяются участки наибольшей деформации. Кроме того, эти участки по-разному располагаются вдоль листовой пластинки. Поэтому, было решено отказаться от оценки суммарной разницы между листьями разных типов и проводить анализ по пяти частям контура.

На основе полученных абрисов рассчитали количественные отличия форм по пяти участкам листовой пластинки по методу матриц различия форм. При этом различия описываются безразмерными единицами измерения, принимающими значения от 1 до бесконечности. Данные представлены в табл. 1.

Для дальнейшего анализа различия между типами листьев вида *F. sycotorus* считали равными нулю. Так как метод ограничен-

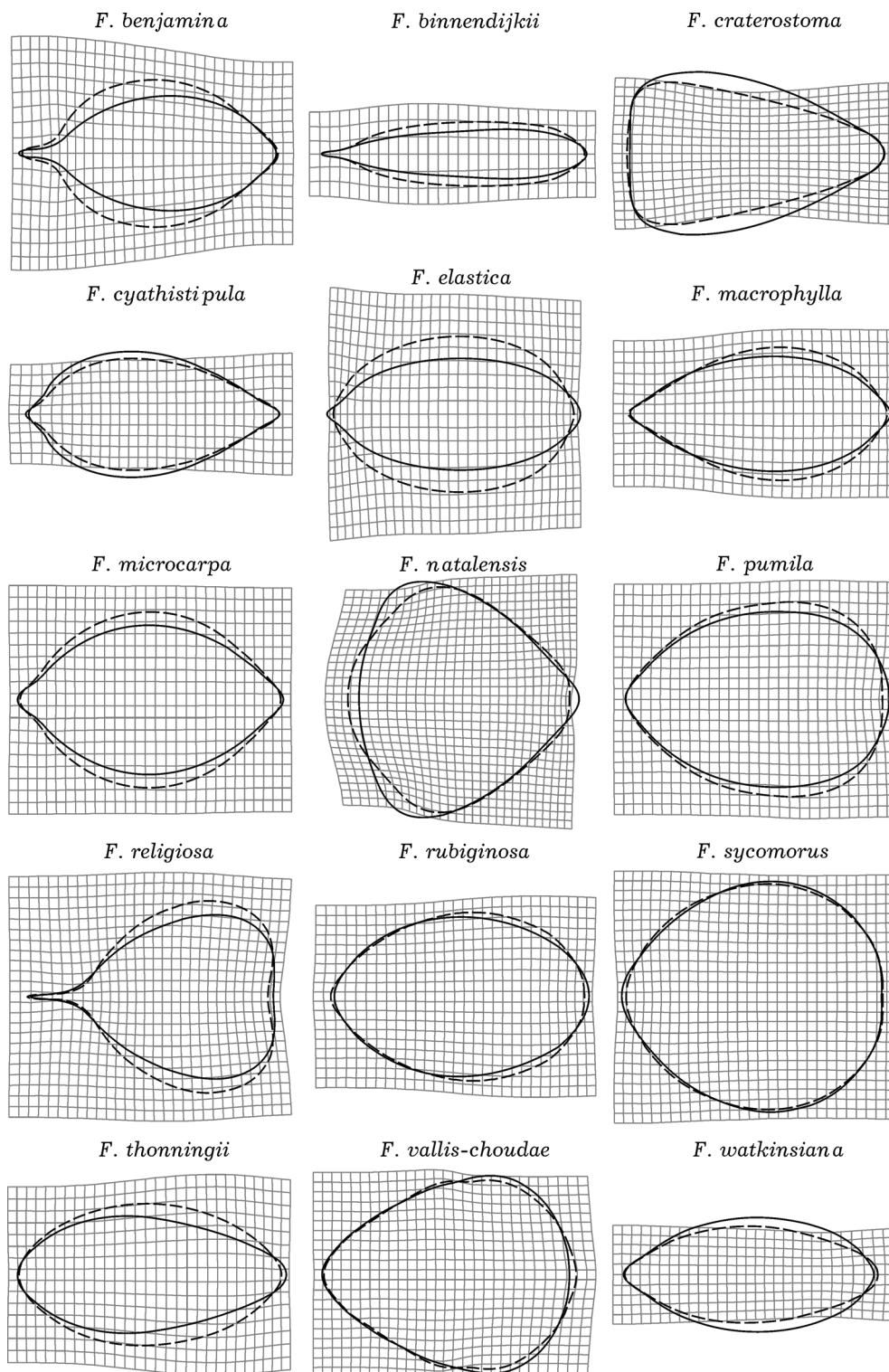


Рис. 1. Средние формы теневых и световых листьев. Черными линиями обозначены формы теневых листьев, серыми линиями – световых. Сетки отображают направление деформации пространства формы светового листа относительно теневого

Т а б л и ц а 1

Относительные количественные различия форм теневых и световых листьев

Вид	Diff1	Diff2	Diff3	Diff4	Diff5
<i>F. benjamina</i>	8,06	10,12	8,53	5,59	2,98
<i>F. binnendijkii</i>	2,09	6,81	7,81	6,14	3,45
<i>F. craterostoma</i>	2,78	3,95	6,33	5,66	3,12
<i>F. cyathistipula</i>	4,66	4,13	3,61	2,42	1,46
<i>F. elastica</i>	9,61	10,65	11,17	9,68	6,42
<i>F. macrophylla</i>	2,07	2,23	3,83	4,14	3,78
<i>F. microcarpa</i>	4,59	5,22	5,20	4,73	3,52
<i>F. natalensis</i>	6,64	4,24	4,24	4,81	5,40
<i>F. pumila</i>	2,00	2,43	2,89	2,78	2,87
<i>F. religiosa</i>	3,74	3,75	4,01	3,59	4,25
<i>F. rubiginosa</i>	1,83	1,62	1,91	2,49	2,35
<i>F. sycomorus</i>	1,41*	1,35*	0,86*	1,01*	1,19*
<i>F. thonningii</i>	2,71	4,65	6,90	7,84	4,93
<i>F. vallis-choudae</i>	1,47	1,70	2,26	1,99	2,56
<i>F. watkinsiana</i>	2,01	3,80	5,09	5,85	4,16

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее Diff1 – Diff5 обозначают участки листовых пластинок, по которым рассчитывали различия; участки нумеровали, начиная с апекса листа; * – данные не достоверны.

ной координации не допускает использование нулевых значений переменных, в этом анализе вместо нуля использовали малое положительное число, равное 10^{-6} .

Климатические характеристики получили с помощью моделей экологических ниш ви-

дов. Параметры выполнения моделей представлены в табл. 2.

Визуальная оценка моделей экологических ниш видов не выявила явных противоречий. Модели видов *F. thonningii* и *F. watkinsiana* достаточно точно предсказали наличие у них

Т а б л и ц а 2

Характеристики выполнения моделей экологических ниш

Вид	ТП	ПО	ДПК	ДПО	AUC
<i>F. benjamina</i>	293	5	0,983	0,017	0,951
<i>F. binnendijkii</i>	50	2	0,960	0,040	0,975
<i>F. craterostoma</i>	76	10	0,868	0,132	0,952
<i>F. cyathistipula</i>	53	2	0,962	0,038	0,946
<i>F. elastica</i>	33	2	0,939	0,061	0,949
<i>F. macrophylla</i>	363	1	0,997	0,003	0,998
<i>F. microcarpa</i>	195	9	0,954	0,046	0,948
<i>F. natalensis</i>	28	1	0,964	0,036	0,936
<i>F. pumila</i>	294	1	0,997	0,003	0,983
<i>F. religiosa</i>	25	4	0,862	0,138	0,885
<i>F. rubiginosa</i>	1297	10	0,992	0,008	0,991
<i>F. sycomorus</i>	419	4	0,990	0,010	0,918
<i>F. thonningii</i>	424	45	0,894	0,106	0,921
<i>F. vallis-choudae</i>	148	2	0,986	0,014	0,961
<i>F. watkinsiana</i>	291	2	0,993	0,007	0,999

П р и м е ч а н и е. ТП – количество точек присутствия, ПО – предсказанные точки отсутствия, ДПК – доля правильных классификаций (истинные присутствия + истинные отсутствия, деленные на количество предсказаний), ДПО – доля пропущенных ошибочных классификаций, AUC – площадь под ROC кривой.

известных дизъюнктивных ареалов. Стоит отметить, что количество точек присутствия для видов *F. elastica*, *F. natalensis* и *F. religiosa* являлось достаточно маленьким, хотя и большим, чем минимальное требуемое для выполнения алгоритма. Несмотря на это, показатели ROC-анализа этих моделей оставались высокими.

Полученную совокупность климатических параметров природных ареалов сравнивали с признаками изменчивости листовых пластинок. На первом этапе проверили возможность того, что совокупная пластичность форм может детерминироваться одной из характеристик климата. В дальнейшем мы будем использовать следующие обозначения факторов биоклимата: Bio1 – средняя годовая температура, Bio2 – средняя годовая разность ежемесячных максимумов и минимумов температур, Bio3 – изотермичность $(\text{Bio2}/\text{Bio7}) \cdot 100$, Bio4 – температурная сезонность (стандартное отклонение $\times 100$), Bio5 – максимальная температура самого теплого месяца, Bio6 – минимальная температура самого холодного месяца, Bio7 – разность годовых экстремумов температур (Bio5 – Bio6), Bio8 – средняя температура самой влажной четверти, Bio9 – средняя температура самой сухой четверти, Bio10 – средняя температура самой теплой четверти, Bio11 – средняя температура самой холодной четверти, Bio12 – среднегодовые осадки, Bio13 – осадки самого влажного месяца, Bio14 – осадки самого сухого месяца, Bio15 – сезонность осадков (коэффициент вариации), Bio16 – осадки самой влажной четверти, Bio17 – осадки самой сухой четверти, Bio18 – осадки самой теплой четверти, Bio19 – осадки самой холодной четверти. Aridity и PET – индекс аридности и потенциальная эвапотранспирация соответственно. Day_h_SD – стандартное отклонение продолжительности светового дня в течение года. Annual_dif и Annual_dir – суммарные годовые значения рассеянной и прямой солнечной радиации. SD_dif и SD_dir – стандартные отклонения прямой и рассеянной солнечной радиации в течение года. Каждый из названных факторов задан следующими характеристиками: Mean и Median – среднее и медианное значения, SD – стандартное отклонение, MAD – ошибка медианы, IQR – межквартильный

размах, Skewness – коэффициент асимметрии, Kurtosis – эксцесс. В табл. 3 представлены результаты теста Мантеля.

Наибольшее количество выявленных связей относится к факторам распределения осадков в границах природных ареалов. Такая особенность укладывается в общепринятое мнение, согласно которому пластичность листьев, связанная с затенением, в немалой степени вызвана изменениями водного режима тканей листа [Sack, Frole, 2006]. Следовательно, доступность влаги в процессе видообразования может повлиять на амплитуду пластического отклика при изменении этого фактора. Отметим, что во всех вариантах показатели статистики не превышали 0,562. Это косвенно подтверждает предположение о том, что морфологическая пластичность детерминруется не каким-то одним фактором среды, а является реакцией на совокупность различных экологических показателей.

Характеристики, связанные со статистиками асимметрии распределения и эксцесса, не обнаружили достоверного влияния на морфологическую пластичность. В общем смысле эксцесс можно рассматривать как специализацию вида по отношению к определенной интенсивности фактора. Следовательно, данная характеристика потенциально является значимой для формирования того или иного уровня пластичности организма. Данная гипотеза не подтвердилась результатами теста, но это может объясняться малым размером использованной выборки.

Влияние светового фактора проявляется только для длины светового дня в показателях ошибки медианы и межквартильной широты. В общем виде это можно описать следующим образом: чем больше отличия между видами по амплитуде годовой цикличности длины светового дня, в которой они произрастают, тем больше у них отличаются характеристики пластичности формы листовых пластинок. Анализ не выявил достоверного влияния доступности и цикличности прямой и рассеянной солнечной радиации. При этом нельзя утверждать, что в действительности эти факторы не детерминируют изменчивость листьев растений. Используемые карты отображают макроклиматические характеристики распределения

Зависимости между пластичностью и климатическими переменными

Фактор	Mean	Median	SD	MAD	IQR	Skewness	Kurtosis
Bio1	-0,037	-0,019	0,029	0,318	0,108	0,225	0,385
Bio2	0,236*	0,250*	-0,001	0,021	0,000	-0,026	-0,169
Bio3	-0,125	-0,049	0,360*	0,498**	0,509**	-0,094	0,016
Bio4	-0,114	-0,056	-0,058	-0,195	-0,026	-0,042	-0,167
Bio5	-0,240	-0,249	-0,119	-0,079	-0,023	0,016	0,298
Bio6	0,032	0,056	-0,100	-0,053	-0,015	-0,009	-0,161
Bio7	0,134	0,255*	0,097	-0,209	0,143	0,207	0,026
Bio8	0,122	0,098	-0,014	0,150	0,105	0,001	0,042
Bio9	-0,098	-0,085	-0,209	-0,072	-0,145	0,092	0,066
Bio10	-0,109	-0,078	0,003	0,216	0,244	-0,224	0,125
Bio11	-0,075	-0,064	-0,191	-0,048	-0,087	0,051	0,111
Bio12	0,530***	0,529***	0,375**	0,442**	0,423**	-0,178	-0,096
Bio13	0,364**	0,297*	0,353*	0,153	0,188	0,164	0,121
Bio14	0,402*	0,103	0,567**	0,450*	0,548**	-0,095	-0,112
Bio15	-0,165	-0,102	0,356	0,459**	0,473**	-0,199	-0,132
Bio16	0,393**	0,339**	0,314	0,106	0,120	0,096	0,063
Bio17	0,413*	0,181	0,570***	0,501**	0,562***	-0,104	-0,125
Bio18	0,313*	0,327*	0,296*	0,507***	0,335**	-0,148	-0,042
Bio19	0,397**	0,370*	0,298*	0,504***	0,329**	-0,184	-0,172
Aridity	0,452**	0,473**	0,367*	0,555**	0,507**	-0,176	-0,105
PET	-0,157	-0,170	0,080	0,089	0,047	-0,169	-0,133
Day_h_SD	-0,130	-0,113	0,197	0,330**	0,447**	-0,252	-0,066
Annual_dif	0,003	0,080	0,048	-0,054	0,161	-0,015	-0,166
SD_dif	-0,067	0,025	0,017	0,038	0,181	-0,179	-0,083
Annual_dir	0,044	0,070	-0,142	-0,181	-0,164	0,108	0,031
SD_dir	-0,254	-0,212	0,230	0,071	0,310*	-0,253	-0,164
Summ_rad	0,023	0,046	-0,129	-0,074	-0,024	0,057	0,149

П р и м е ч а н и е. * – значимо при $p < 0,05$; ** – при $p < 0,01$, *** – при $p < 0,001$. Подчеркнутым полужирным шрифтом выделены значения, которые оставались достоверными после коррекции p -значений. Расшифровка обозначений дана в тексте.

солнечной радиации, и основаны на обработке спутниковых снимков. Такие карты не дают сведений об освещенности в конкретных условиях произрастания, с учетом вклада микроклиматических факторов. Очевидно, что свободностоящие деревья будут испытывать действие светового фактора, практически не отличимое от картографических значений. В то же время для видов, приуроченных к нижним ярусам лесов, эти показатели будут значительно отличаться. Аналогично можно объяснить отсутствие достоверных связей морфологической изменчивости с потенциальной эвапотранспирацией территорий.

В группе характеристик, основанных на ошибке медианы и межквартильном размахе, достоверными оказались влияния факторов климатической цикличности: Bio3, Bio15 и Day_h_SD. Следовательно, в формировании у вида морфологической пластичности играет роль вариация амплитуды фактора в пределах ареала обитания. Это объясняется тем, что в сильно гетерогенной среде организмы с высокой пластичностью имеют преимущества перед непластичными организмами [Sultan, 2003]. При этом влияние вариативности циклической компоненты климата на формирование фенотипической изменчивости обычно не рассматривается.

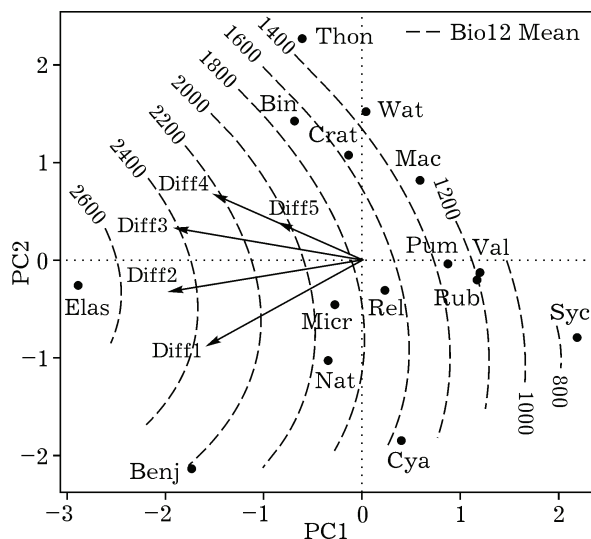


Рис. 2. Поверхность средних значений фактора Bio12, спроецированная на пространство координаты изменчивости форм листовых пластинок. Здесь и далее: PC1 и PC2 – первая и вторая основные компоненты, соответственно, Benj – *F. benjaminia*, Bin – *F. binnendijkii*, Crat – *F. craterostoma*, Cya – *F. cyathistipula*, Elas – *F. elastica*, Mac – *F. macrophylla*, Micr – *F. microcarpa*, Nat – *F. natalensis*, Pum – *F. pumila*, Rel – *F. religiosa*, Rub – *F. rubiginosa*, Syc – *F. sycomorus*, Thon – *F. thonningii*, Val – *F. vallis-choudae*, Wat – *F. watkinsiana*

Результаты теста Мантеля позволяют оценить только наличие связи между фактором и морфологическим откликом. При этом характер и особенности связи должны быть проверены дополнительно. В нашем случае было важно определить детерминированность изменчивости одновременно всех частей листовой пластинки. Для этого совокупность показателей пластического отклика листьев на разное освещение оценивалась методом анализа главных компонент в варианте анализа избыточности. О характере зависимости между фактором и откликом судили по особенностям проекции климатических характеристик на полученное пространство координат. Для этого анализа использовали только переменные, для которых выявили достоверные зависимости с признаками изменчивости. На рис. 2 представлена поверхность средних значений суммы годовых осадков.

В полученной координатной системе две первые компоненты объясняют 94,12% вариации со-

вокупной изменчивости форм листьев. Важно отметить, что отличия четвертой и пятой части листовых пластинок являются в высокой степени коррелированными признаками. Несмотря на это, вектор Diff5, в отличие от Diff4, располагается под углом относительно плоскости первых двух компонент, из чего следует, что эти две характеристики правомерно рассматриваются по отдельности.

По форме линий поверхности на рис. 2 можно сказать, что наиболее отчетливо связь между фактором и морфологическим откликом проявляется для второго участка листовой пластинки, так как вектор Diff2 пересекает изолинии практически перпендикулярно. Для остальных участков листовой пластинки угол пересечения более острый, следовательно, каждая единица изменения фактора детерминирует меньшее изменение фенотипического отклика. Во всех случаях связь между изменчивостью листовых пластинок и фактором среды положительна. Характер взаимосвязи изменчивости и климатических характеристик, основанных на показателях среднего и медианного значений, в общем виде аналогичен таковому для суммы годовых осадков. То же самое можно сказать о взаимосвязи показателей стандартного отклонения Bio14 и Bio17 за исключе-

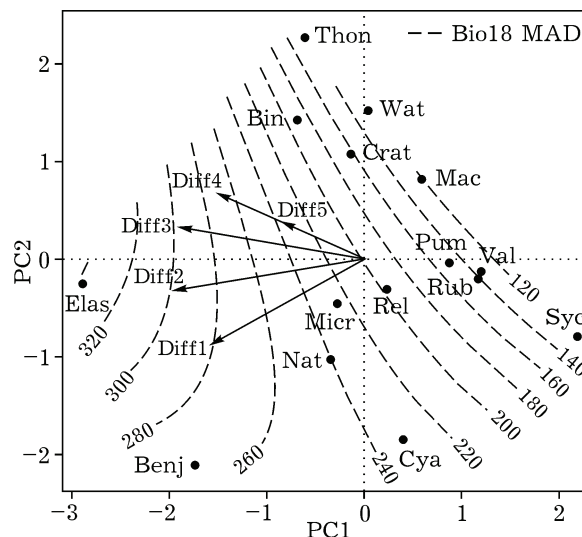


Рис. 3. Поверхность ошибки медианы показателя Bio18, спроецированная на пространство координат изменчивости форм листовых пластинок

нием того что изолинии получились практически прямыми.

Зависимости, связанные с показателями MAD и IQR для особенностей распределения осадков, имели некоторые отличия от ранее описанных случаев. В качестве примера на рис. 3 показана проекция факторной поверхности показателя Bio18.

В нижней части пространства координации наблюдается изменение характера распределения изолиний. Если описывать эту проекцию в топографических терминах, то на участке схемы от центра книзу крутизна склона уменьшается. Наиболее близок к этому направлению вектор Diff1. Можно предположить, что этот параметр находится в нелинейной зависимости от климатической характеристики. По результатам анализа нельзя однозначно выявить вектор пластичности, больше других связанных с градацией фактора. Наиболее правдоподобно, что параметры Diff2 и Diff3 сильнее зависят от значений климатической характеристики. Картины связей изменчивости с остальными факторами распределения осадков, кроме Bio19, по характеристикам MAD и IQR аналогичны описанному примеру. Проекция поверхностей Bio19 схожи с проекцией фактора из рис. 2.

Среди температурных показателей климата достоверная связь с изменчивостью фор-

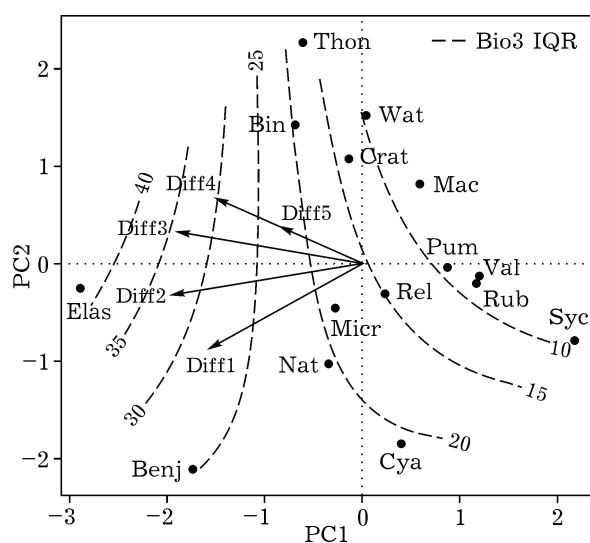


Рис. 4. Поверхность межквартильного размаха Bio3, спроецированная на пространство координации изменчивости форм листовых пластинок

мы листовых пластинок выявлена для MAD и IQR характеристик фактора Bio3. На рис. 4 представлен результат подгонки поверхности Bio3 IQR.

На схеме наблюдается неоднородность распределения факторных изолиний в центральной части нижней половины. При этом связь векторов изменчивости с климатической характеристикой более выражена для вектора Diff3. В этом случае, как и для всех проанализированных зависимостей, направление связи положительное. Центральная часть листовой пластинки тем больше различается у теневых и световых листьев, чем шире амплитуда изотермичности, в которой вид может произрастать в природе.

Хотя тест Мантеля показал наличие достоверных зависимостей между морфологической изменчивостью и длиной светового дня в пределах ареалов, модели проекции этих характеристик на пространство координации не были значимы статистически.

До настоящего момента рассматривалась возможность того, что уровень изменчивости исследованных видов детерминируется одной из климатических характеристик. В действительности, в процессе видообразования и, как следствие, в формировании фенотипической пластичности участвует совокупное действие всех факторов среды. Выше обсуждалось, что группы значений некоторых климатических характеристик коррелируют между собой. Аналогично и значения факторов могут быть связанными. Предпринята попытка подобрать минимальную модель, которая наилучшим образом описывает обусловленность уровня изменчивости листовых пластинок совокупностью климатических характеристик. Определили, что наилучшим образом вариации в наборе данных об изменчивости объясняются совокупностью вариаций медианной ошибки фактора Bio18 и межквартильного размаха Bio10. Результаты анализа в графической форме представлены на рис. 5.

Неожиданно, что предиктором модели оказался межквартильный размах Bio10, так как в предыдущих тестах значимость этого параметра не выявлена. Можно предположить, что значение имеет именно совместное действие обоих климатических характе-

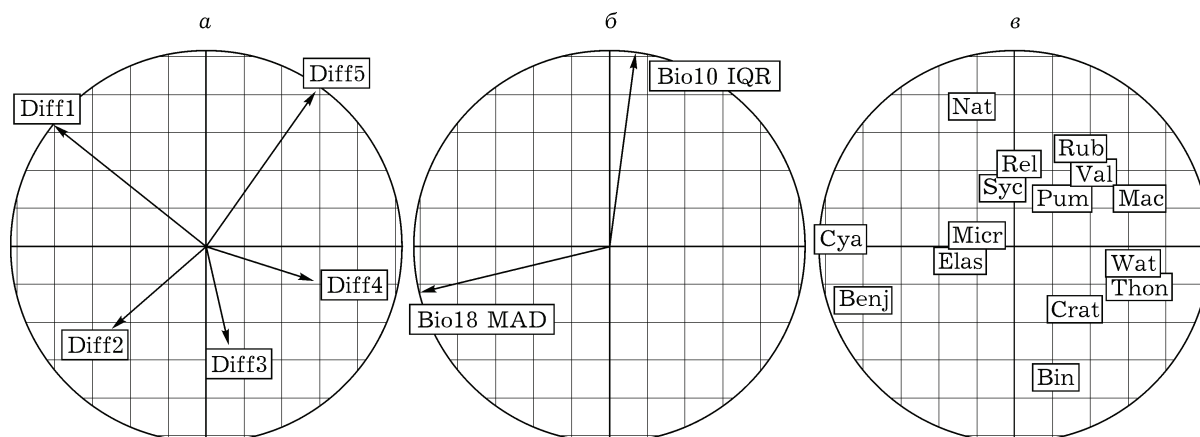


Рис. 5. Результаты канонического анализа с ограниченной координацией: а – позиции показателей различия форм теневых и световых листьев в канонических координатах (значения уменьшены в 2 раза); б – векторы корреляции факторных переменных; в – позиции видов по взвешенным средним показателям изменчивости

ристик. Само взаимодействие, судя по направлению векторов корреляции, наиболее вероятно является антагонистическим. Результаты теста перестановок показали, что обе переменные высоко значимы статистически – в обоих случаях $p < 0,01$. Ограниченная координация объясняет 56,7 % вариации изменчивости формы листовых пластинок между видами. Из этого следует, что названная модель содержит достаточно большую неучтенную компоненту. Однако можно утверждать, что условия доступности влаги и температурного режима, а точнее амплитуда этих факторов в пределах ареалов, детерминируют существенную долю различий между теневыми и световыми листьями изученных видов.

По взаимному расположению векторов изменчивости форм и климатических характеристик видно, что вектор Bio18 MAD наиболее близок к вектору Diff2, что говорит о корреляции между ними. В отличие от характера индивидуальной связи этой характеристики с изменчивостью листьев (см. рис. 3), включение в модель переменной Bio10 IQR сдвинуло направление связи в сторону от Diff3 к Diff1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ изменчивости форм листовых пластинок 15 видов рода *Ficus* L.

продемонстрировал, что этот показатель достоверно связан с некоторыми климатическими характеристиками ареалов природного распространения. Этот факт подтверждает исходное предположение о том, что вариация геометрической формы листа является частью пластического отклика растения на действие гетерогенных условий среды и, следовательно, может быть одним из потенциальных механизмов формирования адаптаций.

Вопреки возможному предположению о том, что отклик листа на затенение должен детерминироваться распределением солнечной радиации в природных условиях существования вида, обнаружено, что наибольшую связь с изменчивостью имели факторы температуры и доступности влаги. Предопределяющую роль обилия осадков в границах распространения видов можно разделить на два типа. Первый – чем больше среднее количество осадков, тем больше амплитуда изменения формы теневого листа относительно светового. Второй – вид проявляет тем большую пластичность, чем сильнее варьирует в пределах его ареала количество осадков самого влажного периода года. В роли детерминантов морфологической пластичности температурные факторы интерферируют с факторами увлажнения. С увеличением годовой вариации температуры предрасположенность вида к изменчивости форм

мы листьев также возрастает. Изменчивость не всех частей листовой пластинки в равной степени связана с климатическими условиями естественных ареалов видов. Результаты статистического анализа показали, что характеристики увлажнения и температуры в границах природного распространения наиболее связаны с изменчивостью средней и апикальных частей листовых пластинок.

Подготовлена теоретическая база для применения методов современной морфометрии в исследованиях фенотипической пластичности растений. Определена степень детерминации изменчивости листовых пластинок макроклиматическими факторами, в которых происходил процесс видообразования. Разработанный подход применим для изучения адаптивных потенциалов растений и функциональных основ приспособительных реакций листового аппарата. Результаты исследования важны для предварительной оценки экологической пластичности видов при интродукции, а также для прогноза поведения видов в условиях изменяющегося климата.

ЛИТЕРАТУРА

- Benjamini Y., Hochberg Y. On the Adaptive Control of the False Discovery Rate in Multiple Testing With Independent Statistics // *J. of Educational and Behavioral Statistics*. 2000. Vol. 25, N. 1. P. 60–83.
- Bloor J. M. G., Grubb P. J. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes // *Functional Ecol.* 2004. Vol. 18, N 3. P. 337–348.
- Borcard D., Gillet F., Legendre P. Numerical ecology with R. New York: Springer, 2011. 306 p.
- Claude J. Morphometrics with R. New York: Springer, 2008. 316 p.
- Dahlgren J. P., Eriksson O., Bolmgren K. et al. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession // *J. of Veget. Sci.* 2006. Vol. 17, N. 5, P. 577–582.
- Development Team. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. 2013. <http://qgis.osgeo.org>.
- Dixon P. VEGAN, a package of R functions for community ecology // *J. of Veget. Sci.* 2003. Vol. 14, N. 6. P. 927–930.
- González A. V., Gianoli E. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth // *Acta Oecologica*. 2004. Vol. 26, N. 3. P. 185–190.
- Goulet F., Bellefleur P. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession // *Can. J. For. Res.* 1986. Vol. 16. P. 1192–1195.
- Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *Int. J. Climatol.* 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.
- Kent L., Road R. Habitat-related variation in tree leaf form in four tropical forest types on Pulau Ubin, Singapore // *J. of Veget. Sci.* 1991. Vol. 2. P. 691–698.
- Lambert F. R., Marshall A. G. Keystone characteristics of bird-dispersed ficus in a malaysian lowland rain forest // *J. of Ecol.* 1991. Vol. 79. P. 793–809.
- Lichstein J. W. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool // *Plant Ecol.* 2007. Vol. 131. P. 188–117.
- Muñoz M. E. Open Modeller: a generic approach to species' potential distribution modeling // *GeoInformatica*. 2011. Vol. 15, N 1. P. 111–135.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria. 2012. <http://www.R-project.org/>.
- Royer D. L., McElwain J. C., Adams J. M. et al. Sensitivity of leaf size and shape to climate within *Acer rubrum* and *Quercus kelloggii* // *The New phytologist*. 2008. Vol. 179, N 3. P. 808–17.
- Sack L., Frole K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees // *Ecology*. 2006. Vol. 87, N 2. P. 483–491.
- Schindelin J. et al. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis // *Nature Methods*. 2012. Vol. 9. P. 676–682.
- Schlichting C. D. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants // *Ann. Rev. Ecol. and Systemat.* 1986. Vol. 17, N 1. P. 667–693.
- Strauss-Debenedetti S., Bazzaz F. A. Plasticity and acclimation to light in tropical *Moraceae* of different successional positions // *Oecologia*. 1991. Vol. 87. P. 377–387.
- Sultan S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development // *Evolution and Development*. 2003. Vol. 5, N 1. P. 25–33.
- Surface meteorology and Solar Energy (SSE) Release 6.0 Methodology, draft version 1.005. 2008. <http://eosweb.larc.nasa.gov/sse/>
- Telenius A. Biodiversity information goes public: GBIF at your service // *Nordic J. of Bot.* 2011. Vol. 29, N 3. P. 378–381.

Viscosi V., Cardini A. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners // PloS one. 2011. Vol. 6, N 10. P. e25630.

Zomer R. J., Trabucco A., Bossio D. A. et al. Climate Change Mitigation: A Spatial Analysis of Global Land Suitability for Clean Development Mechanism Afforestation and Reforestation // Agric. Ecosystems and Envir. 2008. Vol. 126. P. 67–80.

Lamina Shape Variability in Species of the Genus *Ficus* L. in Different Ecological Conditions

A. Z. GLUHOV, I. I. STRELNIKOV

*Donetsk botanical garden of the National academy of sciences of Ukraine
83059, Donetsk, Illich's Avenue, 110
E-mail: ivanstrel87@gmail.com*

Morphological variability of leaf apparatus in response to different light intensity is determined not only by the available solar radiation, but also by the complex of adaptations to other environmental factors. There is still not enough information about the possible effect of the natural habitats climatic characteristics on the differences between shadow and light leaves. In this paper we investigated lamina form differences of 15 species of the genus *Ficus* L. The relationship between plasticity and climatic conditions of the natural habitats was established. We also found a positive relation of phenotypic variability with the annual precipitation amount and amplitude and with temperature seasonality.

Key words: *Ficus* L., plasticity, statistical analysis of forms, ecological niche modeling, multidimensional ordination.