

На правах рукописи



Стрельников Иван Игоревич

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПРИСПОСОБЛИВАЕМОСТЬ ВИДОВ
РОДА ФИКУС (*FICUS* L.) В УСЛОВИЯХ ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА В
ЗАВИСИМОСТИ ОТ АДАПТАЦИЙ К МАКРОКЛИМАТУ
ПРИРОДНЫХ АРЕАЛОВ**

03.02.08 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ростов-на-Дону – 2018

Работа выполнена в Государственном учреждении «Донецкий ботанический сад»

Научный руководитель: Глухов Александр Захарович, член.-корр. НАНУ, доктор биологических наук, профессор, ГУ «Донецкий ботанический сад», главный научный сотрудник

Официальные оппоненты: Лиджиева Нина Цереновна, доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО «Калмыцкий государственный университет имени Б.Б. Городовикова», кафедра общей биологии и физиологии, заведующий

Белоус Оксана Геннадьевна, доктор биологических наук, доцент, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт цветоводства и субтропических культур», лаборатория биотехнологии, физиологии и биохимии, главный научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБУН «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН», г. Ялта

Защита диссертации состоится 6 апреля 2018 г. в 15:00 на заседании диссертационного совета Д 212.208.32 по биологическим наукам на базе Южного федерального университета по адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, к.603.

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке им. Ю.А. Жданова Южного федерального университета по адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, ул. Р. Зорге, 21Ж и на сайте <http://hub.sfedu.ru/diss/>.

Объявление о защите и текст автореферата размещен на официальном сайте Южного федерального университета www.sfedu.ru и на сайте Министерства образования и науки Российской Федерации www.vak.ed.gov.ru.

Отзывы на автореферат в 2-х экз., заверенные печатью, просим направлять по адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, к.803а, ученому секретарю совета Д212.208.32 Акименко Ю.В. e-mail: jvakimenko@sfedu.ru.

Автореферат разослан «___» февраля 2018 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Акименко Юлия Викторовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Одной из ключевых задач экологии остается разработка системы взглядов, которая позволит объединить разнообразие известных примеров фенотипической изменчивости растений (Coleman, 1994). Актуальной является задача поиска и интерпретации потенциально адаптивных пластических реакций, так как далеко не всегда наблюдаемая изменчивость проявляется в повышении приспособленности организма (Richards, 2006; Grassein, Till-Bottraud, Lavorel, 2010; Сысоева, 2012; Минич, 2012;). В связи с этим, необходимо дальнейшее накопление данных о пределах приспособительной пластичности и продолжение разработки парадигмы о затратах на формирование вариабельного фенотипического ответа (Schlichting, 1986; Goulet, Bellefleur, 1986; Hendry, 1998; Поликсенова, 2009).

Дополнительная мотивация исследований экологической пластичности растений обеспечивается современными вызовами, связанными с глобальными климатическими изменениями. Фенотипическая изменчивость в динамически меняющихся условиях является основным механизмом сохранения стабильности растительных сообществ (Bradshaw, 2006; Nicotra, 2010; Blonder, 2011). Кроме того, пластичность, наиболее вероятно, должна играть важную роль в формировании микроэволюционных приспособлений к новым условиям (Broennimann, 2007; Somero, 2010; Hoffmann, Sgrò, 2011).

Крайне важной задачей является поиск детерминантов проявляемой фенотипической изменчивости. Актуальным направлением является поиск связей между климатическими характеристиками ареалов видов и тенденциями к пластическим ответам (Kent, Road, 1991; Royer, McElwain, Adams, 2008; Lynch, 2012).

Цель исследования. Оценить взаимосвязь показателей приспособленности и анатомо-морфологической изменчивости видов рода *Ficus* L. в условиях защищенного грунта с макроклиматическими параметрами ареалов их естественного распространения.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Исследовать значимость роли пластичности растительного организма в проявляемой устойчивости в условиях защищенного грунта.

2. Оценить характер и особенности приспособительных реакций видов рода *Ficus* L.

3. Изучить изменчивость листовых пластинок в зависимости от уровня освещенности по следующим параметрам: геометрическая форма, гетеробаричность, архитектура жилкования, особенности гистологического строения.

4. Оценить связь между наблюдаемой фенотипической пластичностью и приспособительным потенциалом видов.

5. Установить возможность детерминации анатомо-морфологической изменчивости характеристиками климата естественных ареалов.

6. Дать теоретическое обоснование роли пластических реакций в формировании адаптивного потенциала растений защищенного грунта.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Пластичность неразмерных характеристик формы листовых пластинок детерминируется совокупностью абиотических факторов в пределах ареалов природного распространения видов и является филогенетически закрепленной чертой.

2. Характеристики формирования гетеробарических структур листа и их потенциальная пластичность зависят от факторов доступности влаги в природных условиях.

3. Аллометрические закономерности пространственной организации жилкования листа в разных экологических условиях носят приспособительный характер и могут предопределять приспособленность видов. Амплитуда изменчивости характеристик проводящей системы предопределяется климатическими факторами в пределах естественных ареалов видов.

4. Пластичность гистологического строения листовых пластинок связана с устойчивостью растений в несвойственных условиях среды и контролируется системой абиотических факторов в границах природного распространения видов.

Научная новизна. Впервые описаны закономерности изменчивости неразмерной формы листовых пластинок теневых и световых листьев в зависимости от климатических условий ареалов естественного распространения видов.

Обнаружены не описанные ранее связи климата природных ареалов видов с проявляемой пластичностью в формировании продолжений обкладок проводящих пучков гетеробарических листьев.

Изучены аллометрические закономерности архитектуры жилкования листовых пластинок, которые проявляют связь с показателями приспособленности видов.

Обнаружены группы пластических анатомических признаков, ассоциированных с приспособительным потенциалом и, одновременно, с климатическими характеристиками природных ареалов видов.

Теоретическая значимость. Результаты проведенных исследований могут быть использованы при оценке приспособительного потенциала растений защищенного грунта.

Данные о детерминистической роли климата природных ареалов по отношению к пластичности растений в несвойственных условиях, могут быть использованы в исследованиях и прогнозировании устойчивости растительных сообществ.

Полученные результаты также могут быть включены в курсы лекций и практических занятий по экологии и ботанике в высших учебных заведениях.

Практическая значимость. Предложенная схема прогнозирования относительного приспособительного потенциала растений по совокупности климатических характеристик их природных ареалов может найти применение в практике сельского хозяйства, в особенности растениеводства в защищенном грунте. Выделена комбинация наиболее значимых климатических факторов, потенциально предопределяющая адаптивность вида в закрытом грунте.

Протестирована схема объединения классификационных моделей, позволяющих идентифицировать вид растения по форме листовой пластинки. Схема реализации стэкинга (stacking) моделей может быть использована для разработки компьютеризированных систем распознавания и определения растений.

Обнаруженные аллометрические закономерности формирования проводящей системы листовой пластинки и связанные с ними смещения приспособительного потенциала растений обеспечат лучшее понимание процессов адаптации растений в конкретных условиях.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на VII Международной научной конференции «Промышленная ботаника» (Донецк 2017), III международной конференции «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології» (Донецк, 2014), конференции «Тенденции и инновации современной науки: сборник материалов конференции» (Краснодар, 2012), ежегодных научных конференциях студентов и аспирантов Донецкого национального университета

(Донецк, 2014, 2015 гг.), XX Всеукраинской конференции «Охорона навколишнього середовища та раціональне використання природних ресурсів» (Донецк, 2010) на III международной конференции «Інтродукція, селекція та захист рослин» (Донецк, 2012).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, из них 3 статьи в научных журналах, рекомендуемых ВАК РФ, включая 1 статью в издании, входящем в базу Web of Science.

Личное участие автора. Выбор темы, постановка цели и задач, работы, формирование гипотез проведены совместно с научным руководителем. Сбор материала, экспериментальные работы, теоретическая обработка результатов и формирование выводов выполнены автором.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 147 страницах печатного текста, иллюстрирована 29 рисунками, содержит 16 таблиц. Работа состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов исследования, результатов и обсуждения, выводов, списка использованной литературы, включающего 147 источника.

Благодарности. Автор выражает благодарность и признательность руководителю работы А.З. Глухову. Хочу выразить также глубокую благодарность А.И. Сафонову (ДонНУ, Донецк), за неоценимую экспертную помощь и моральную поддержку, И.П. Горницкой (ДБС, Донецк), за ее роль в выборе видов рода *Ficus* L., в качестве модельных организмов, В.Ф. Попову (ДонНУ, Донецк), за помощь в освоении техник анатомических исследований.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Проанализирован текущий уровень исследований в области экологической пластичности растений. Дана краткая характеристика современных взглядов на приспособительную роль фенотипической изменчивости формы листовых пластинок, организации проводящей системы листа, гетеробаричности и гистологического строения листового аппарата. Приведен обзор работ направленных на выявление климатических предпосылок, определяющих потенциальные уровни пластичности интродуцированных растений.

ГЛАВА 2. Объекты и методы

Оценка экологической пластичности проводилась для 19 видов рода *Ficus* L.: *F. benghalensis* L., *F. benjamina* L., *F. binnendijkii* Miq., *F. craterostoma* Warb. Ex Mildbr., *F. cyathistipula* Warb, *F. elastica* Roxb. ex Hornem., *F. lyrata* Warb., *F. macrophylla* Roxb., *F. microcarpa* L., *F. natalensis* subsp. *leprieurii* (Miq.) C.C.Berg, *F. pumila* L., *F. religiosa* L., *F. retusa* L., *F. rubiginosa* Desf. ex Vent., *F. sagittata* Vahl., *F. sycomorus* L., *F. thonningii* Blume, *F. vallis-choudae* Delile, *F. watkinsiana* F.M.Bailey. Растения исследовались в условиях оранжерейного комплекса Донецкого ботанического сада, расположенного в степной зоне Европейского континента (48.009° с.ш., 37.878° з.д.).

Адаптивный потенциал видов оценивали по показателю успешности интродукции (Горницкая, 1999). Данный индекс учитывает полноту фенологического цикла развития, естественное размножение, состояние в условиях оранжерейного комплекса (габитус, поражаемость вредителями, холодостойкость, декоративные качества).

Для получения климатических характеристик реконструировали ареалы видов методами геоинформационных систем. Использовали подход моделирования экологических ниш на основе данных проекта GBIF (Telenius, 2011) о местах находок видов. Применяли алгоритм GARP (Muñoz, 2011). Входными данными выступали 20 глобальных растровых покрытий с многолетними климатическими показателями температуры и осадков (Hijmans, 2005). На основе моделей распространения видов, определили совокупность климатических параметров. Помимо вышеназванных, учитывали показатели потенциальной эвапотранспирации, индекса аридности, прямой и рассеянной солнечной радиации, и длины светового дня (Zomer, 2008; Surface meteorology, 2008). По каждой переменной климата (всего 28) рассчитывали описательные статистики: среднее,

медиана, стандартное отклонение, абсолютное медианное отклонение, межквартильный размах, эксцесс и коэффициент асимметрии. Полученные показатели использовали в дальнейших анализах.

Для определения фактической связи между климатом природных ареалов и приспособленностью видов использовали методы машинного обучения. С целью спрогнозировать показатель успешности интродукции вида на основе совокупности климатических характеристик его природного ареала применили алгоритм Random forest (случайный лес) (Breiman, 1984). По результатам обученной модели оценивали вклад – значимость отдельных климатических переменных.

Изменчивость неразмеченной формы листовых пластинок определяли методами современной морфометрии. Цифровые изображения листовых пластинок обрабатывали в пакете прикладных программ FIJI и с помощью языка программирования R; средние формы листовых пластинок получали с использованием эллиптического Фурье разложения контуров. Различия между разными участками теневых и световых листьев определяли методом матриц различия форм (Claude, 2008). Связь между климатическими характеристиками и изменчивостью форм листьев устанавливали методами избыточности и канонической ординации с ограничениями (Dixon, 2003).

Специфичность и информативность изменчивости дескрипторов Фурье разложения проверяли через эффективность классификации видов по форме листовых пластинок. Для этого использовали методы машинного обучения с разными алгоритмами классификации (Kuhn, 2008). Проверяли возможность улучшения результатов классификации с помощью объединения моделей через процедуру stacking (стакинга) (Wolpert, 1992).

Анализ гетеробарических признаков листьев из разных экологических условий проводили с использованием микрофотографий живых листьев на просвет при малом увеличении. Обработку изображений осуществляли с помощью пакета FIJI. Определяли темные, фотосинтетические гетеробарические ареолы и транспарантные участки, соответствующие продолжениям обкладок проводящих пучков (Nikolopoulos, 2002). Оценивали количество ареол, длину прозрачных участков, соотношение обоих типов участков. Измеряли характеристики форм гетеробарических ареол. Связь проявляемой изменчивости с адаптивными ареалами оценивали методами линейной регрессии. Климатические предпосылки вариабельности гетеробарических признаков выявляли с помощью анализа ковариации и теста Мантеля (Lichstein, 2007).

Особенности расположения проводящих элементов определяли методами анализа просветленного материала листовых пластинок (Барыкина, 2004). Используя обработку цифровых микрофотографий оценивали количество ареол на единицу площади, длину жилок, количество ветвлений и плотность слепых окончаний. Связь приспособленности видов с аллометрическими закономерностями организации жилок оценивали через анализ ковариации. Детерминацию изменчивости жилкования климатическими условиями природных местообитаний определяли с помощью анализа канонической ординации.

Пластичность анатомического строения листовых пластинок из разных условий освещенности устанавливали через анализ микропрепаратов. Использовали метод заключения материала в парафин и резку на санном микротоме (Барыкина, 2004). На цифровых микрофотографиях оценивали линейные размеры клеток разных гистологических групп (эпидермис, гиподерма, столбчатый мезофилл, губчатый мезофилл). Также измеряли толщину этих слоев и листа в целом. Связь анатомической пластичности с приспособленностью видов оценивали методами двухфакторного дисперсионного анализа или через тест Крускала-Уоллиса (Zuur, 2009). Климатические предпосылки наблюдаемой изменчивости в гистологическом строении теневых и световых листьев определяли методами канонической ординации.

Статистическая обработка проводилась с использованием языка программирования R 3.2.1 (R Core Team, 2014). Принимаемый уровень значимости 0.05. В случае множественных сравнений использовали методы коррекции р-значений (Benjamini, 2010). Основным примененным подходом – асимптотическое тестирование гипотез. В некоторых случаях применяли бутстрэп или непараметрические перестановочные методы.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 География и климатические характеристики ареалов природного распространения видов. Климатические характеристики получили с помощью моделей экологических ниш видов. Визуальная оценка установленных географических ареалов не выявила явных противоречий. Модели *F. thoningii* и *F. watkinsiana* точно спрогнозировали наличие у них известных дизъюнктивных ареалов. Оценка качества выполнения моделирования показала высокие показатели доли правильных классификаций (истинные присутствия + истинные отсутствия, деленные на количество предсказаний) – от 0.997 у *F. macrophylla* и *F. pumila* до 0.862 у *F. religiosa*. Во всех случаях показатель площади под ROC кривой был больше 0.84, что также свидетельствует о высокой информативности моделей.

3.2 Адаптивный потенциал видов. Установили показатели успешности интродукции 16 видов рода *Ficus*. Получили следующие значения: *F. benjamina* = 4.006, *F. binnendijkii* = 3.177, *F. craterostoma* = 2.740, *F. cyathistipula* = 2.997, *F. elastica* = 3.626, *F. lyrata* = 2.897, *F. macrophylla* = 3.520, *F. microcarpa* = 3.260, *F. natalensis* subsp. *leprieurii* = 3.317, *F. pumila* = 3.226, *F. religiosa* = 2.940, *F. rubiginosa* = 3.520, *F. sycomorus* = 2.883, *F. thonningii* = 2.883, *F. vallis-choudae* = 3.146, *F. watkinsiana* = 3.097. Далее названия видов будут сокращенно подаваться через первые 3-4 буквы видового эпитета: Bin, Crat, Cya, Elas, Lyr, Mac, Micr, Nat, Pum, Rel, Rub, Syc, Thon, Val, Wat, соответственно.

В дальнейшем использовали установленные показатели непосредственно или проводили ранжирование на 3 класса. Для этого применяли метод иерархической кластеризации. Правдоподобность агрегации в дискретные классы определяли на основе индекса Тибширани (Tibshirani, 2001). Результаты кластеризации представлены на рисунке 1.

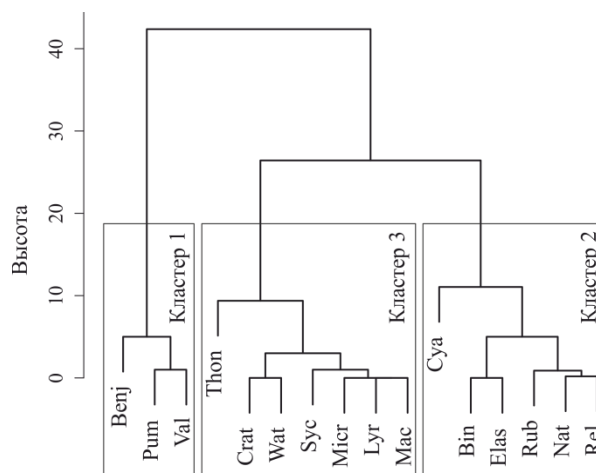


Рисунок 1. Дендрограмма кластерного анализа исследованных видов по показателю успешности акклиматизации

Подтверждается статистически значимое разделение видов на 3 различающиеся кластера по показателям успешности акклиматизации. В дальнейшем при обращении к этому разделению будет использовано определение класс акклиматизации. Номера классов будут повторять номера кластеров на рисунке. Чем выше номер, тем ниже проявляемая успешность акклиматизации.

Для решения задачи о проверке фактической связи между приспособленностью видов и климатическими характеристиками их ареалов провели обучение прогностической модели на основе алгоритма Random forest с регрессионной схемой. Ответной переменной выступал показатель успешности акклиматизации 15 видов. Для оценки качества предсказательной модели сравнили исходные и предсказанные значения успешности акклиматизации с помощью

линейной регрессии. Доля объясненной дисперсии достаточно высокая ($R^2 = 0.567$), что свидетельствует о высокой эффективности прогноза. Следует отметить, что на долю неучтенных факторов так же приходится большая доля объясненной дисперсии, что может приводить к неточностям в прогнозах, основанных только на данных о макроклимате.

Наибольшее значение для прогноза успешности акклиматизации видов имеют показатели среднего количества осадков в самые сухие месяц и четверть года, показатель потенциальной эвапотранспирации и межквартильный размах осадков в самый сухой месяц года.

Апостериорный анализ через определение коэффициентов корреляции между этими климатическими характеристиками и успешностью акклиматизации видов показал, что зависимости являются положительными, хотя и незначимыми по отдельности.

3.3 Изменчивость формы листовой пластинки. В ходе работы было подготовлено 1806 изображений листовых пластинок 16 видов. После этапа прокрустовой подгонки, получили значения гармоник Фурье декомпозиции форм. Множественный дисперсионный анализ на основе 17 гармоник показал, что у всех видов кроме *F. sycotorus*, световые листья достоверно отличаются от теневых по форме. Для учета неоднородности различий в разных участках листа количественный анализ проводили по пяти частям контура.

Совокупность климатических параметров природных ареалов сравнивали с признаками изменчивости листовых пластинок. Проверили возможность того, что пластичность форм может детерминироваться одной из характеристик климата. Применили тест 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, 2006).

Для дополнительной проверки характера связей применили метод анализа главных компонент в варианте анализа избыточности. О характере зависимости между фактором и откликом судили по особенностям проекции климатических характеристик на пространство координации. На рисунке 2 представлена поверхность средних значений суммы годовых осадков (Bio12_mean).

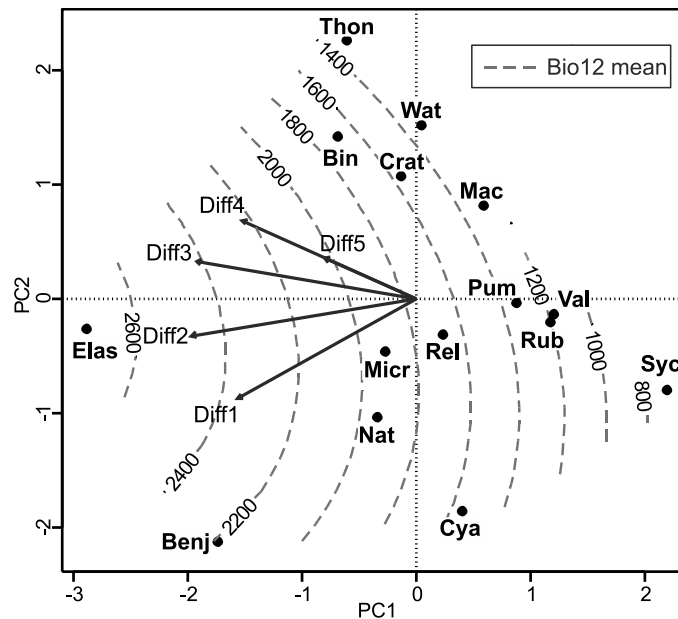


Рисунок 2. Поверхность средних значений фактора Bio12, спроецированная на пространство координации изменчивости форм листовых пластинок. Здесь и далее: PC1 и PC2 – первая и вторая главные компоненты, соответственно

В полученной координации две первые компоненты объясняют 94,12% вариации совокупной изменчивости форм листьев. Исходя из форм линий поверхности наиболее отчетливая связь между фактором и морфологическим откликом проявляется для второго участка листовой пластинки, так как вектор Diff2 пересекает изолинии практически перпендикулярно.

Зависимости, связанные с показателями: абсолютное медианное отклонение (MAD) и межквартильный размах (IQR) для особенностей распределения осадков, имели некоторые отличия от предыдущего случая. В качестве примера на рисунке 3 показана проекция факторной поверхности показателя - абсолютное медианное отклонение осадков самой влажной четверти года в пределах ареала (Bio18_MAD).

В нижней части пространства координации наблюдается изменение характера распределения изолиний. Наиболее близок к этому направлению вектор Diff1. Можно предположить, что этот параметр находится в нелинейной зависимости от климатической характеристики. Наиболее правдоподобно, что параметры Diff2 и Diff3, более выражено зависят от значений климатической характеристики.

Среди температурных характеристик значимая связь с изменчивостью формы листовых пластинок выявлена для MAD и IQR характеристик фактора изотермичности (отношение среднего амплитуды месячных температур к годовой амплитуде – Bio3). Общий вид схемы повторяет рисунок 3. 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.

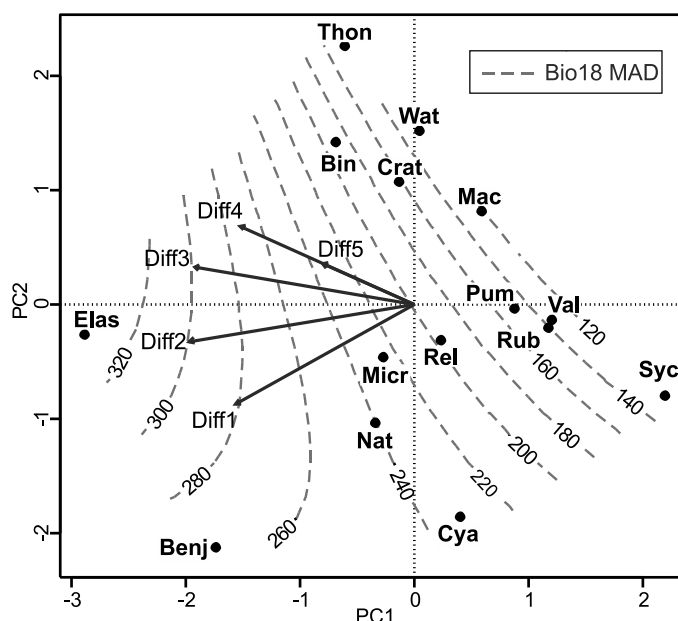


Рисунок 3. Поверхность ошибки медианы показателя Bio18, спроецированная на пространство координации изменчивости форм листовых пластинок

Проведенный анализ изменчивости форм листовых пластинок 15 видов рода *Ficus* продемонстрировал, что этот показатель достоверно связан с климатическими характеристиками ареалов природного распространения. Подтверждается 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.

Для оценки специфичности и информативности дескрипторов Фурье разложения форм применили обучение классификационных моделей. Предикторы – характеристики формы листа, ответная переменная – вид. В обучении участвовали 70% абрисов, остальные были оставлены для финальной оценки качества моделей. Протестировали 30 алгоритмов машинного обучения. Оценка эффективности идентификации индивидуальных алгоритмов показала, что 17 из них имеют точность выше 90%.

Далее предприняли попытку улучшить качество моделей путем объединения идентификаций индивидуальных алгоритмов методом стаккинга (stacking). Из предсказаний 15 лучших моделей сформировали новый обучающий сет и провели на нем повторное обучение всех моделей. Согласно результатам перекрестной

оценки, предложенная схема позволила существенно улучшить качество классификационных моделей. Для объективной оценки улучшения классификаций протестировали индивидуальные и множественные модели на тестовом сете. Точность отдельных алгоритмов снизилась несущественно. Это свидетельствует об отсутствии эффекта переобучения. Самый высокий результат в 98% точных identifications был у Random Forest (случайный лес).

Высокая эффективность моделей подтверждает устойчивость признаков формы листьев в пределах вида. Наиболее перспективным алгоритмом для автоматического определения растений является Random Forest.

3.4 Гетеробаричность теневых и световых листьев. Проведен анализ гетеробарических структур 8 видов рода *Ficus*. Установили отношение площадей фотосинтетической и прозрачной тканей (Mat_rat), длину продолжений обкладок проводящих пучков на 1 см^2 (Len). Провели анализ форм ареол, выделяли следующие показатели: площадь (Area), сродство к кругу (Circ), параметрическое отношение (AR), округлость (Round), графическая плотность (Solid) и число ареол на 1 см^2 (Count).

Далее, общее увеличение доли тканей продолжений обкладок проводящих пучков будет рассматриваться как относительное увеличение гетеробаричности листа.

Для определения величины изменчивости нашли отношения средних показателей теневых листьев к световым по каждому из параметров. Отношения и соответствующие доверительные интервалы устанавливали методом бутстрэп анализа на основе 10000 перевыборок. Результат приведен в таблице 1.

Признаки гетеробаричности, как соотношение типов тканей и удельная длина продолжений обкладок, так и формы ареол у некоторых видов значительно различаются у теневых и световых листьев. Наиболее часто изменчивым параметром является удельная длина прозрачных участков. Значимые различия проявляли 6 из 8 видов. Наименьшей пластичностью обладает параметрическое отношение и округлость ареол (2 из 8 видов).

Для проверки гипотезы о связи между амплитудой изменчивости и способностью видов к акклиматизации использовали линейный регрессионный анализ. Ответной переменной выступал показатель успешности акклиматизации, предикторами – показатели пластичности гетеробарических структур. Установили, что ни один из параметров изменчивости не проявляет статистически значимой связи с успешностью акклиматизации видов.

Таблица 1. Показатели пластичности гетеробарических признаков (теневые листья / световые листья \pm доверительный интервал)

Показатель	Bin	Lyr	Mac	Pum	Rub	Syc	Val	Wat
Len	<u>0.74</u> \pm 0.104	<u>1.123</u> \pm 0.078	<u>0.938</u> \pm 0.056	<u>0.882</u> \pm 0.083	0.958 \pm 0.056	<u>0.68</u> \pm 0.035	1.012 \pm 0.045	<u>0.888</u> \pm 0.085
Mat_rat	<u>1.122</u> \pm 0.089	1.016 \pm 0.063	<u>0.952</u> \pm 0.075	<u>0.917</u> \pm 0.078	0.985 \pm 0.036	<u>0.886</u> \pm 0.037	<u>0.918</u> \pm 0.042	<u>0.842</u> \pm 0.126
Area	<u>1.787</u> \pm 0.308	0.927 \pm 0.116	<u>1.193</u> \pm 0.192	1.251 \pm 0.308	0.949 \pm 0.128	0.965 \pm 0.1	1.053 \pm 0.12	<u>1.801</u> \pm 0.698
Circ	<u>0.865</u> \pm 0.131	0.977 \pm 0.052	0.976 \pm 0.04	1.06 \pm 0.087	<u>1.114</u> \pm 0.066	<u>1.114</u> \pm 0.062	1.01 \pm 0.033	0.946 \pm 0.087
AR	<u>1.294</u> \pm 0.195	0.945 \pm 0.084	<u>1.058</u> \pm 0.054	1.01 \pm 0.028	0.993 \pm 0.037	0.958 \pm 0.059	1.025 \pm 0.065	1.053 \pm 0.073
Round	<u>0.803</u> \pm 0.11	1.007 \pm 0.038	<u>0.969</u> \pm 0.029	0.999 \pm 0.015	1.019 \pm 0.033	1.014 \pm 0.037	0.993 \pm 0.031	0.966 \pm 0.038
Solidity	0.993 \pm 0.017	<u>0.987</u> \pm 0.01	1.001 \pm 0.008	<u>1.022</u> \pm 0.02	<u>1.03</u> \pm 0.011	<u>1.019</u> \pm 0.006	1.005 \pm 0.007	0.992 \pm 0.016
Count	<u>0.602</u> \pm 0.123	1.079 \pm 0.12	<u>0.862</u> \pm 0.109	0.863 \pm 0.159	1.101 \pm 0.127	1.053 \pm 0.101	0.963 \pm 0.103	<u>0.752</u> \pm 0.195

* подчеркнутым шрифтом выделены статистически значимые отношения.

Для выявления характера связей между биоклиматическими характеристиками ареалов и показателями гетеробарического строения теневых и световых листьев использовали корреляцию Пирсона. Количество пар при оценке корреляции $n = 8$, принятый уровень значимости $\alpha = 0.95$. Для учета множественности сравнений применяли коррекцию р-значений методом false discovery rate (Benjamini, 2010). Больше всего значимых зависимостей обнаружено для показателя количество ареол на 1 см^2 .

Выделяются положительные связи с показателями изменчивости (SD, IQR, MAD) характеристик средней месячной амплитуды температур (Bio2), максимальной температуры самого влажного месяца (Bio5) и потенциальной эвапотранспирацией PET (показатели корреляции R от 0.82 до 0.91). Обнаруженные корреляционные связи свидетельствуют о том, что с ростом вариации названных климатических характеристик в пределах ареалов у растений возрастает количество ареол на единицу поверхности теневых листьев относительно световых. У большинства изученных видов световые листья имеют более выраженную гетеробаричность.

Можно предположить, что гетеробаричность листовых пластинок взаимосвязана сразу с несколькими климатическими факторами. При этом связь может быть как положительной (показатель длина прозрачных зон), так и отрицательной (показатель количество ареол на единицу поверхности). Гипотеза о

детерминации проявляемой пластичности климатическими условиями природных ареалов подтверждается.

3.5 Экологическая пластичность системы жилкования листовых пластинок исследованных видов. Изучены особенности жилкования 14 видов рода *Ficus*. Устанавливали следующие показатели: число ареол на единицу площади, удельная длина жилок, плотность ветвления, плотность свободных окончаний. Количественные показатели всех параметров находятся в корреляционных зависимостях между собой.

На первом этапе тестировали гипотезы о присутствии различий между средними значениями каждого из параметров жилкования у теневых и световых листьев всех видов. Результат показал относительно низкую встречаемость пластических ответов. Отношения средних значений по всем параметрам приведены в таблице 2.

Применение теста Мантеля для выявления связи между матрицами расстояний по особенностям изменчивости и успешности акклиматизации не показало значимых результатов ($p > 0.05$). Определенный интерес может представлять изменчивость в пределах разных акклиматизационных классов, сама по себе, без учета фактора освещенности.

Таблица 2. Отношение параметров жилкования теневых листьев к световым (отношение \pm доверительный интервал)

Вид	количество ареол	длина жилок	количество ветвлений	количество свободных окончаний
Benj	0.57 \pm 0.106	0.83 \pm 0.050	0.65 \pm 0.097	0.88 \pm 0.078
Bin	0.74 \pm 0.192	0.91 \pm 0.072	0.84 \pm 0.157	1.01 \pm 0.158
Crat	0.86 \pm 0.146	0.98 \pm 0.055	0.95 \pm 0.114	1.13 \pm 0.134
Cya	0.96 \pm 0.104	1.06 \pm 0.065	1.10 \pm 0.127	1.77 \pm 0.264
Elas	0.70 \pm 0.129	0.93 \pm 0.069	0.96 \pm 0.128	1.58 \pm 0.288
Lyr	0.84 \pm 0.147	0.88 \pm 0.059	0.78 \pm 0.133	0.79 \pm 0.123
Mac	1.04 \pm 0.131	1.00 \pm 0.054	1.03 \pm 0.137	0.91 \pm 0.904
Nat	0.67 \pm 0.089	0.91 \pm 0.050	0.75 \pm 0.077	0.98 \pm 0.162
Pum	0.81 \pm 0.146	0.85 \pm 0.089	0.71 \pm 0.148	0.47 \pm 0.082
Rub	0.78 \pm 0.105	0.78 \pm 0.046	0.60 \pm 0.078	0.15 \pm 0.029
Syc	0.86 \pm 0.105	0.92 \pm 0.094	0.83 \pm 0.141	0.81 \pm 0.301
Thon	0.97 \pm 0.240	0.99 \pm 0.069	0.95 \pm 0.109	1.01 \pm 0.103
Val	1.22 \pm 0.161	1.10 \pm 0.061	1.22 \pm 0.133	1.16 \pm 0.094
Wat	0.77 \pm 0.078	0.94 \pm 0.044	0.84 \pm 0.076	1.33 \pm 0.245

Визуальный анализ взаимодействия показателей удельной длины жилок и количества ветвлений на единицу площади выявил, что параметры находятся в

явной зависимости друг от друга. Наблюдаемая связь несколько отличается от линейной, что типично для измерений площади (Zuur, 2009). При этом, значения для видов из разных классов акклиматизации формируют плотные, выраженные группы. Можно предположить, что нарушение прямо пропорциональной связи не является ошибкой, а следует из различия в закономерностях ветвления жилок у видов с разной акклиматизационной способностью. Для проверки этой гипотезы применили ковариационный анализ (Crawley, 2007). Зависимой переменной считали длину жилок ($\text{см}/\text{см}^2$). Ковариантой выступало количество ветвлений на см^2 . Группирующая, факторная переменная – класс акклиматизации. Также учитывали взаимодействие факторной переменной с ковариантой. Установили, что у представителей первого класса приспособленности (наиболее приспособленные) характер взаимодействия показателей действительно отличается. На рисунке 4 представлены результаты обучения статистической модели.

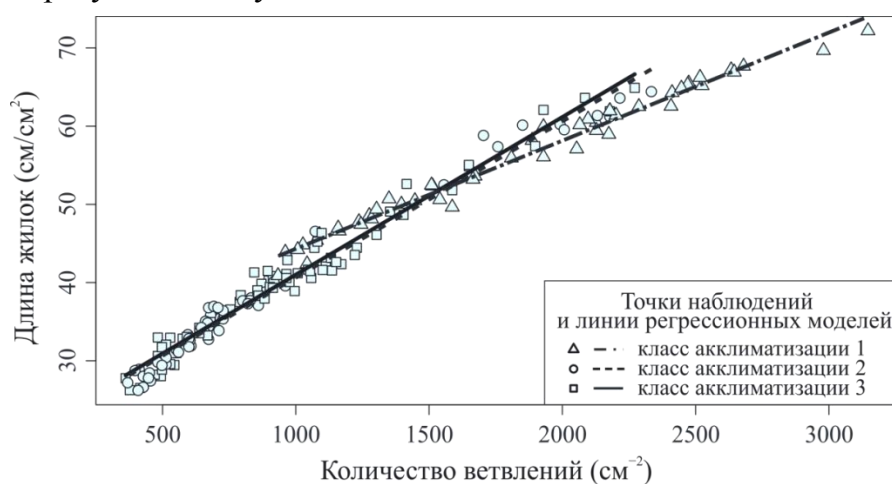


Рисунок 4. Графическое отображение результатов ковариационного анализа взаимосвязи удельной длины и плотности ветвления жилок в зависимости от принадлежности к классу акклиматизации. Линиями обозначены предсказанные по модели значения

В первом классе акклиматизации, прирост длины жилок относительно количества ветвлений ниже, чем в двух других классах. При этом статистически значимым является не собственно акклиматизационная успешность, а взаимодействие фактора с ковариантой.

Принадлежность к тому или иному классу акклиматизации, влияет на закономерности, связывающие длину жилок и вероятность их ветвления. Функциональная суть увеличения плотности жилкования состоит в повышении гидравлической проводимости листа. Роль частоты ветвления реализуется через особенности формирования ареол (Sack, 2013). Согласно (Beyschlag, 1992; Blonder, 2011) замкнутая система жилкования является эволюционно преимущественной.

Большое количество анастомозов обеспечивает мозаичность функционального континуума листа.

Для оценки особенностей формирования циклических структур оценивали связь между количеством ареол на единицу площади и соотношением удельной длины жилок с плотностью ветвлений. Обнаружили, что число ареол возрастает обратно пропорционально отношению удельной длина жилок к частоте ветвления. То есть, при равной плотности жилкования вероятность формирования ареол возрастает с увеличением количества узлов сети. Применяв этот вывод к результатам предыдущего теста, можно предположить, что виды первого класса акклиматизации реализуют стратегию развития листа, направленную на формирования большего количества ареол при меньшей удельной длине проводящих пучков. Далее, предложили гипотезу о том, что обнаруженная закономерность формирования ареол может изменяться в зависимости от принадлежности вида к одному из классов акклиматизации. Для проверки гипотезы предприняли ковариационный анализ. Зависимой переменной выбрали количество ареол на единицу площади. Ковариантой служила величина обратная результату деления удельной длины жилок на плотность ветвлений. Группирующая, факторная переменная – класс акклиматизации. Анализ вариации модели показал результаты, аналогичные анализу соотношения длины жилок и количества ветвлений. Значимыми параметрами можно признать коварианту и ее взаимодействие с фактором. Принадлежность к классу акклиматизации, сама по себе, не вносит существенных изменений. Результат обучения модели представлен на рисунке 5.

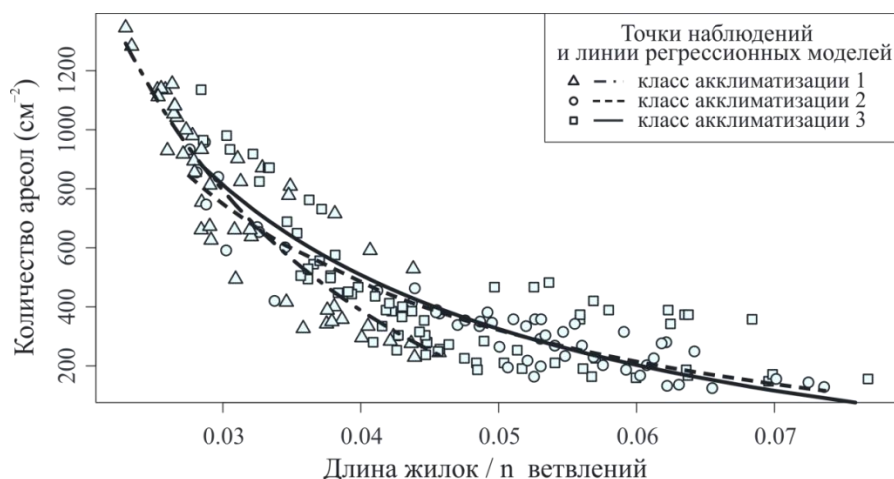


Рисунок 5. Графическое отображение результатов ковариационного анализа взаимосвязи количества ареол на единицу площади с соотношением длина жилок – количество ветвлений в зависимости от принадлежности к классу акклиматизации.

Линиями обозначены предсказанные по модели значения

Предварительная гипотеза о повышении плотности ареол с уменьшением отношения длины жилок к количеству ветвлений подтвердилась в пределах каждого из классов акклиматизации. Предположительно, уменьшение удельной длины проводящих пучков, при условии сохранения транспортной способности, имеет экологические преимущества для растения.

Для детальной оценки связей между морфологической изменчивостью и климатом природных ареалов применили метод анализа взаимной координации на основе канонической корреляции с ограничениями (Borcard, 2011). Количество вовлеченных в модель климатических характеристик редуцировали до наиболее значимой комбинации, опираясь на информационный критерий Акаике (Cavanaugh, 1997).

В результате, оптимальной оказалась модель, в которой взаимоотношения показателей пластичности объяснялись всего одной климатической характеристикой – межквартильным размахом средней температуры самой влажной четверти года (Bio8_IQR) (рисунок 6).

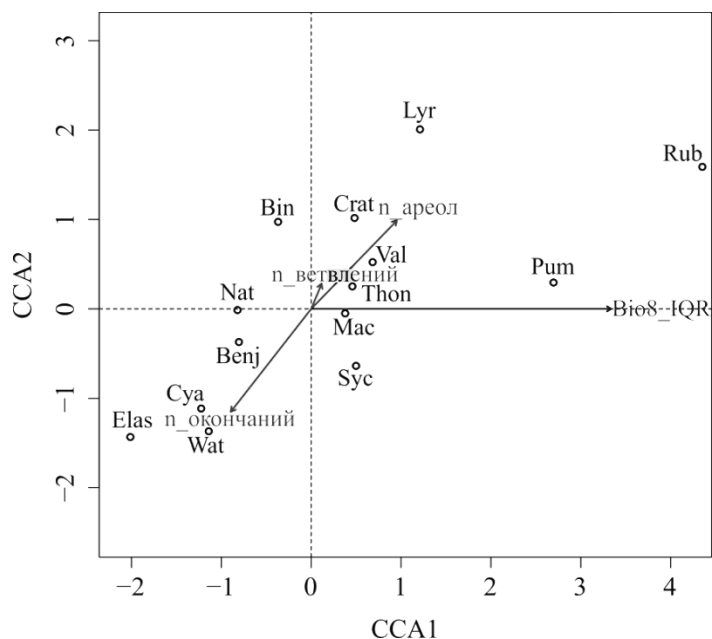


Рисунок 6. Графическое отображение результатов обучения модели канонической корреляции параметров изменчивости жилкования листьев, ограниченной климатической характеристикой Bio8_IQR. CCA1 и CCA2 – первая и вторая оси канонических координат, соответственно

Bio8_IQR проявляет связь, положительную по отношению к изменчивости количества ареол на единицу площади и отрицательную относительно пластичности количества свободных окончаний. Различия между частотой ветвления жилок на единицу площади вносят наименьший вклад в объяснение связи с климатическими условиями.

Максимальные показатели соответствуют преобладанию значения у теневых листьев по отношению к световым. Таким образом, чем выше параметр Bio8_IQR в пределах ареала вида, тем больше вероятность того, что плотность ареол будет больше у теневых листьев, и тем большей будет разница. Низкие значения климатической характеристики связаны с преобладанием количества ареол на единицу площади у световых листьев. Плотность распределения свободных окончаний жилок имеет противоположную связь с Bio8_IQR.

3.6 Экологические предпосылки изменчивости анатомического строения листовых пластинок. На первом этапе определяли различия между теневыми и световыми листьями по каждому из анализируемых показателей, то есть по толщине всех обнаруженных гистологических слоев и по высоте и ширине клеток, их составляющих.

Далее, проверяли предположение о том, что наблюдаемая пластичность анатомических признаков может быть объяснена через принадлежность вида к одному из трех классов акклиматизации (см. раздел 3.2). Использовали дисперсионный анализ, группирующим параметром выступало взаимодействие факторов класса акклиматизации и типа освещенности листьев. Зависимыми переменными были полные выборки анатомических параметров.

Результаты дисперсионного анализа зависимости толщины адаксиального эпидермиса от принадлежности к классу акклиматизации и условий освещения выявили значимые различия при $p < 0.05$. Можно предположить тенденцию увеличения различий между теневыми и световыми листьями в направлении от 1 до 3 классов. Важной особенностью является увеличение пластичности менее акклиматизированных видов. Оценка средних показателей толщины палисадной паренхимы в группах освещенность – класс акклиматизации подтвердила присутствие значимых при $p < 0.05$ различий ($Df = 5, F = 121, p < 2.2^{-16}$). Согласно апостериорному анализу, наибольшие отличия в разных условиях освещенности наблюдаются у второго и третьего классов акклиматизации.

Характер соотношений средних групповых значений высоты клеток первого слоя столбчатого мезофилла (b1) отличался от вышеописанных случаев. Подтверждено значимое влияние класса акклиматизации и уровня освещенности на высоту клеток ($Df = 5, F = 40.84, p < 2.2^{-16}$). Наиболее выраженная разница характерна для третьего класса, то есть для наименее акклиматизированных видов. Наблюдается тенденция к тому, что высота клеток, с наибольшей фотосинтетической активностью снижается по мере увеличения устойчивости вида. Для теневых листьев может быть характерным выраженное развитие

защитных и запасающих тканей (Oguchi, 2005; Strauss-DeBenedetti, 1991). Это предположение не подтвердилось для адаксиального эпидермиса. Но, отчасти, верно для абаксиальных покровов. Установили, что между группами видов по освещенности – классу акклиматизации имеются значимые различия по параметру толщина абаксиального эпидермиса (d): р-значение $< 2.2^{-16}$, количество классов = 6, количество наблюдений $n = 1080$. Значимо отличаются только теневые и световые листья третьего класса с наименьшей акклиматизацией.

Схема постановки опыта позволяет оценить различия между отношениями анатомических параметров. Наибольший интерес могут представлять взаимные пропорции разных функциональных групп. Значимые при $p < 0.05$ результаты получены для комбинации параметров толщина столбчатого мезофилла к толщине адаксиальной эпидермы (b/a) ($Df = 5, F = 4.72, p = 0.0003$). Различия подтверждены только между теневыми и световыми листьями первого класса акклиматизации. Соотношение этих параметров, является единственным признаком из рассмотренных, который был больше у акклиматизированных видов. Обнаружены значимые различия при сравнении групповых средних соотношения суммы фотосинтезирующих тканей и абаксиального эпидермиса (b+c) / d. Разница между группами подтвердилась с р-значением = 3.2^{-5} при количестве классов = 6 и количестве наблюдений $n = 1080$. Обнаруженные различия согласуются с результатами анализов индивидуальных параметров: столбчатая паренхима увеличивается у световых листьев, а вентральный эпидермис – у теневых.

В большинстве случаев пластический ответ на интенсивность освещения наблюдается у менее акклиматизированных видов. Таким образом, можно предположить присутствие неадаптивной изменчивости.

Выявленные особенности анатомической изменчивости сравнивали с результатами географического моделирования климатических ниш видов. Определяли возможную детерминацию проявляемой пластичности. Использовали метод анализа избыточности (Peres-neto, 2006). Установили, что через взаимодействие климатических характеристик наилучшим образом можно объяснить только совокупность изменчивостей адаксиального эпидермиса и палисадного мезофилла. Модель статистически значима с р-значением = 0.043. Совокупность климатических показателей объясняет 49% вариации по признакам анатомической изменчивости, что говорит о достаточно высоком уровне взаимной координации. По результатам анализа изменчивость столбчатой паренхимы наиболее связана со среднегодовыми показателями прямой и суммарной солнечной радиации.

Выводы

1. Установлено, что изменчивость геометрической формы листовой пластинки имеет положительную зависимость от комбинации факторов: температура и количество осадков. Совокупная пластичность форм листовых пластинок может быть объяснена на 56.7% через совместное влияние названных факторов. Наибольшие отличия между тенивыми и световыми листьями характерны для средней и апикальной частей листовой пластинки. Это свидетельствует о потенциальной адаптивной роли пространственно-неоднородного пластического органогенеза листового аппарата.

2. Подтверждено, что неразмерженная форма листовых пластинок имеет выраженную стабильность и специфичность в пределах вида и является информативным признаком для изучения морфологической пластичности. Показана высокая эффективность построения классификационных моделей на основе значений Фурье разложения форм листовых пластинок. Впервые для целей компьютеризированного распознавания видов по форме листа применен метод стогования (stacking) моделей. Установлено, что использование этой техники уменьшает количество неправильных классификаций на 43%.

3. Выявлена связь приспособительного потенциала видов с аллометрическими закономерностями в архитектуре жилкования. Впервые описаны тенденции к формированию большего числа ареол на единицу поверхности листа с минимальным приростом общей длины жилок у наиболее приспособленных видов. Изменчивость признаков жилкования проявляет связь с температурным режимом самой влажной части года. Абиотические факторы природных ареалов объясняют до 37% наблюдаемой вариации характеристик жилкования в условиях защищенного грунта.

4. Обнаружено, что пластичность в пространственной организации продолжений обкладок проводящих пучков детерминируется температурными условиями самой засушливой части года и количеством осадков в такие периоды. Это подтверждает роль гетеробаричности в оптимизации водного обмена листового аппарата. Связь между успешностью акклиматизации видов и проявляемой пластичностью гетеробарических признаков не подтверждена.

5. Установлено, что амплитуда пластичности анатомических структур проявляет отрицательную связь с показателями приспособленности видов. Обнаружена связь между пластичностью размеров клеток столбчатой и губчатой хлоренхим и характеристиками инсоляции территорий природного распространения видов (доля объясненной вариации гистологических характеристик составляет 49%).

6. Подтверждена возможность эффективного прогнозирования приспособительного потенциала растений в защищенном грунте через совокупность климатических переменных, характеризующих природные ареалы видов.

7. Выявлены потенциальные детерминационные связи, объединяющие приспособительный потенциал, фенотипическую пластичность и абиотические условия в пределах естественных ареалов видов рода *Ficus* L. Предрасположенность растений к пластическим ответам на действие абиотических факторов в условиях защищенного грунта, в значительной степени, зависит от комплекса условий в пределах природных ареалов видов. Вместе с тем, тенденции к изменчивости и/или стабильности фенотипов являются детерминантами устойчивости видов в несвойственных условиях. В результате, для растений закрытого грунта тенденции к пластичности, выработанные в процессе филогенеза, могут принимать формы адаптивной и неадаптивной изменчивостей.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Glukhov A.Z. Lamina shape variability in species of the genus *Ficus* L. in different ecological conditions / A.Z. Glukhov, I.I. Strel'nikov // *Contemp. Probl. Ecol.* – 2014. – Vol. 7, № 2. – С. 210–220. (Глухов А.З. Изменчивость формы листовой пластинки видов рода *Ficus* L. в разных экологических условиях / А.З. Глухов, И.И. Стрельников // *Сибирский экол. журнал.* – 2014. – №2. – С. 259-272).
2. Стрельников И.И. Адаптивная функция изменчивости в жилковании листовых пластинок / И.И. Стрельников, А.З. Глухов // *Вестник ВГУ, серия: химия. биология. фармация.* – 2017. – № 1. – С. 102-110.
3. Стрельников И.И. Роль макроклиматических факторов в формировании приспособительного потенциала растений / И.И. Стрельников, А.З. Глухов // *Вестник Оренбургского гос. Университета.* – 2016. – № 9 (197). – С. 65-69.

Статьи в других изданиях:

4. Стрельников И.И. Разработка модуля частичной автоматизации выделения контуров клеток на цифровых микрофотографиях для программного комплекса FJI / Стрельников И.И. / *Материалы VII Международной научной конференции Промышленная ботаника (г. Донецк, 17 – 19 мая 2017 г.), Ростов-на-Дону, 2017.* – С. 113-116.
5. Стрельников И.И. Программа исследований по повышению продуктивности растений защищенного грунта в Донецком ботаническом саду / И.И. Стрельников, А.З. Глухов, А.В. Николаева//*Материалы I Международной научной конференции «Донецкие чтения 2016. Образование, наука и вызовы современности» Том 2. (Донецк, 16 -18 мая 2016.), Донецк, 2016.* – С. 143-145.
6. Стрельников И.И. Исследование стратегий адаптивной пластичности растений в ботанических садах / *Материалы I Международной научной конференции «Донецкие*

чтения 2016. Образование, наука и вызовы современности» Том 1. (Донецк, 16 -18 мая 2016.), Донецк, 2016. – С. 143-145.

7. Стрельников И.И. Связь пластичности жилкования листа с климатом природных ареалов / И.И. Стрельников // Сборник докладов IX международной научной конференции аспирантов и студентов (15-16 апреля 2015 г.). – Донецк, 2015. – С. 284-286.

8. Глухов А.З. Машинная классификация видов рода *Ficus* L. на основе форм листовых пластинок / А.З. Глухов, И.И. Стрельников // *Modern phytomorphology*. – 2014. – № 4. – С. 155-160.

9. Стрельников И.И. Связь потенциала акклиматизации видов рода *Ficus* L. с пластичностью анатомического строения листовых пластинок / И.И. Стрельников // *Вісник Донецького нац.універ., Серія А: Природничі науки*. – 2014. – №2. – С. 145-151

10. Стрельников И.И. Машинная идентификация видов *Ficus* L. по форме листовой пластинки / И.И. Стрельников // *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології: матеріали III Міжнародної наук. конф. студ., аспірантів і молодих учених (24-27 лютого 2014 р.)*. – Донецьк, 2014. – С. 32-33.

11. Стрельников И.И. Климатические предпосылки цикличности фенологических ритмов интродуцентов рода *Ficus* L. / И.И. Стрельников // *Интродукция растений*. – 2014. – №1. – С. 18-24.

12. Глухов А. З. Фитонцидная эффективность и морфометрическая изменчивость видов рода *Ficus* L. / А.З. Глухов, И.И. Стрельников // *Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону*. – 2012. – № 13. – С. 37-48.

13. Глухов А.З. Особенности распределения функциональных групп тканей листа у интродуцентов рода *Ficus* L. С гетеробарическим типом листовых пластинок / А.З. Глухов, И.И. Стрельников // *Інтродукція, селекція та захист рослин: Матеріали III міжнародної наукової конференції (м. Донецьк, 25–28 вересня 2012 р.)*. – Донецк, 2012. – С. 116-117.

14. Стрельников И.И. Определение цикличности наступления фенологических событий у интродуцентов рода *Ficus* L. / И.И. Стрельников // *Тенденции и инновации современной науки: сборник материалов конференции (20 декабря 2012 г.)*. – Краснодар, 2012. – С. 18-20.

15. Глухов А.З. Виды рода *Ficus* L. (экоморфология, saniрующая эффективность, культура в условиях защищенного грунта) / А.З. Глухов, И.И. Стрельников // *Збірка тез XX Всеукраїнської наукової конференції аспірантів і студентів «Охорона навколишнього середовища та раціональне використання природних ресурсів» (13-15 квітня 2010 г.)*. – Донецьк, 2010. – Т.1. – С. 150-151