

**ИЗМЕНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ
В ГРАДИЕНТЕ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ:
ЧТО ДОБАВЛЯЕТ УЧЕТ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ, ГЕНЕТИЧЕСКИХ
И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ДИСТАНЦИЙ МЕЖДУ ВИДАМИ?**

© 2014 г. В. С. Микрюков, Е. Л. Воробейчик, И. Н. Михайлова

Представлено академиком В.Н. Большаковым 14.05.2013 г.

Поступило 10.06.2013 г.

DOI: 10.7868/S0869565214010277

Изучение последствий уменьшения биоразнообразия для устойчивости и функционирования экосистем – одно из приоритетных направлений современной экологии [1]. Предложено чрезвычайно много подходов для количественной оценки разнообразия [2], что в какой-то момент даже стало тормозом для прогресса экологии. Однако в последние годы удалось представить все многочисленные метрики разнообразия как частные случаи нескольких обобщающих соотношений [3–5]. Это позволяет не механически сравнивать индексы друг с другом, а сосредоточиться на сущностных вопросах. Происходящая в настоящее время смена парадигмы в количественной экологии связана с отказом от представлений о биоразнообразии как только о количестве видов и соотношении их обилий. Биоразнообразию рассматривают более широко – с учетом таксономических, генетических, морфологических и функциональных различий между видами. Считается, что каждый из этих аспектов добавляет новую информацию, не сводимую к традиционному видовому разнообразию [6, 7]. Как следствие, предложено разделять *разнообразие* (в узком смысле) и *разнородность* биотических сообществ [8]. В первом случае все виды считают равнозначными, а их вклад в разнообразие зависит только от обилия, во втором – учитывают различия между видами. Переход от простого видового разнообразия к разнородности базируется на использовании дистанций между видами: 1) таксономических, вычисляемых на основе систематического положения (как минимального пути между двумя видами на таксономическом древе); 2) генетических, вычисляемых по молекулярно-ге-

нетическим данным (последовательности аминокислот в белках или нуклеотидов в ДНК); 3) функциональных, оцениваемых как сходство между функциональными группами, выделяемыми по принадлежности к жизненным формам, экологическим стратегиям, трофическим группам и т.д. [9].

Если дистанции между видами играют существенную роль в оценке биоразнообразия, то при сильных возмущающих воздействиях, выводящих экосистемы из равновесного состояния, поведение индексов разнородности и разнообразия должно существенно различаться. Проверка этой гипотезы – цель данной работы; она реализована на примере сообществ эпифитных лишайников – одного из наиболее чувствительных к атмосферному загрязнению компонентов биоты [10]. В качестве возмущающего воздействия рассмотрено загрязнение от крупного точечного источника промышленных выбросов.

Материалом послужили описания эпифитного лишайникового покрова стволов березы (*Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula* Roth), выполненные в 1995–1998 гг. на 208 пробных площадях, относительно равномерно размещенных на участке 40 × 50 км, в центре которого расположен Среднеуральский медеплавильный завод (г. Ревда, Свердловская обл.). На основе содержания подвижных форм тяжелых металлов (Cu, Pb, Zn, Cd) в лесной подстилке выделено пять зон техногенной нагрузки: фоновая (I, $n = 14$), слабого (II, $n = 98$), умеренного (III, $n = 43$), сильного (IV, $n = 29$) и очень сильного (V, $n = 24$) загрязнения; подробнее зонирование описано в [11]. Пробные площади, на которых отсутствовали лишайники ($n = 7$), исключены из анализа. На каждой пробной площади на 10 деревьях старше 60 лет с помощью сетки (из 10 ячеек) высотой 0.5 м и шириной, равной половине диаметра ствола, описывали лишайниковый покров с балльной оценкой обилия видов (от 1 до 10) на двух высотах (0–50 см и 100–150 см). Далее

Таблица 1. Соотношения между индексами разнообразия

| Условие для межвидовых дистанций | Условие для обилия видов | |
|----------------------------------|---|---|
| | $p_i \neq \text{const}$ | $p_i = \text{const}$ |
| $d_{ij}^{(x)} \neq \text{const}$ | $D_x = \sum_{i < j} d_{ij}^{(x)} p_i p_j$ | $I_x = \frac{\sum_{i < j} d_{ij}^{(x)}}{S^2}$ |
| $d_{ij}^{(x)} = \text{const}$ | $D_0 = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$ | $1/S$ |

Примечание. p_i и p_j — доля обилия i -го и j -го видов, $d_{ij}^{(x)}$ — дистанция между i -м и j -м видами [0; 1], x — тип дистанции между видами ($x = t, g, f$; t — таксономическая, g — генетическая, f — функциональная), D_x — квадратичная энтропия Рао, I_x — интенсивная энтропия, S — количество видов, D_0 — дополнение к индексу Симпсона.

обилие усредняли по высотам и деревьям и рассчитывали 8 индексов (табл. 1), представляющих собой частные случаи квадратичной энтропии Рао [4].

Таксономические дистанции вычислены на основе последней систематической сводки [12]. Функциональная классификация основана на 21 признаке (характеристики репродуктивной стратегии видов, их жизненных форм, субстратная специализация, состав вторичных метаболитов), на основании которых рассчитано обобщенное расстояние Говера [13]. Для оценки генетических дистанций использовали нуклеотидные последовательности рибосомальной ДНК (18S, ITS1, 5.8S, ITS2, 28S), полученные из GenBank (после

множественного выравнивания последовательностей, средняя длина которых составляла 596 п.н., эволюционные дистанции рассчитаны в соответствии с моделью замены нуклеотидов Тамуры—Нея). Все полученные расстояния приведены к интервалу от 0 (максимальное сходство для пары видов) до 1 (максимальное различие). Для проверки гипотезы об эквивалентности индексов разнообразия (т.е. идентичности трендов их изменения в градиенте загрязнения и равной разрешающей способности) использовали непараметрический ANOVA для скорректированных рангов [14], с помощью которого тестировали значимость взаимодействия “зона загрязнения × индекс”. Доверительные интервалы для показателей информативности индексов рассчитывали с помощью бутстрепа (10000 повторений). Все расчеты выполнили в ПО R v. 2.15.3.

В районе исследований обнаружено 43 вида эпифитных лишайников. Установлена тесная корреляция между таксономическими и генетическими дистанциями (ранговый коэффициент корреляции Мантеля $r_m = 0.532$, $p \ll 0.001$, $n = 903$), что вполне ожидаемо, поскольку эти расстояния отражают, хотя и в разной степени, эволюционные взаимоотношения видов. В противоположность этому, функциональные дистанции не связаны ни с таксономическими ($r_m = 0.114$, $p = 0.083$), ни с генетическими ($r_m = 0.042$, $p = 0.292$).

В градиенте загрязнения значение всех индексов снижается: от зоны I к зоне IV — очень плавно, от IV к V — резко (рис. 1). В пологой части тренда более выражено изменение индексов, учитывающих обилие видов: в отличие от другой группы разница с зонами I и II значима не только для зоны V, но и IV.

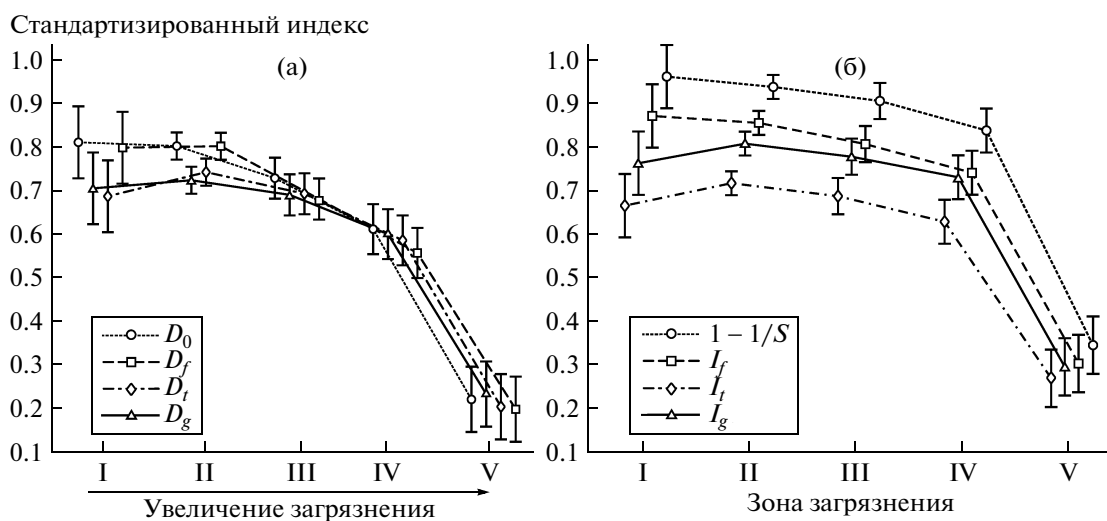


Рис. 1. Изменение индексов разнообразия сообществ эпифитных лишайников в градиенте загрязнения: а — индексы, учитывающие обилие, б — индексы, не учитывающие обилие. Указано среднее \pm 95%-й доверительный интервал; учетная единица — пробная площадь.

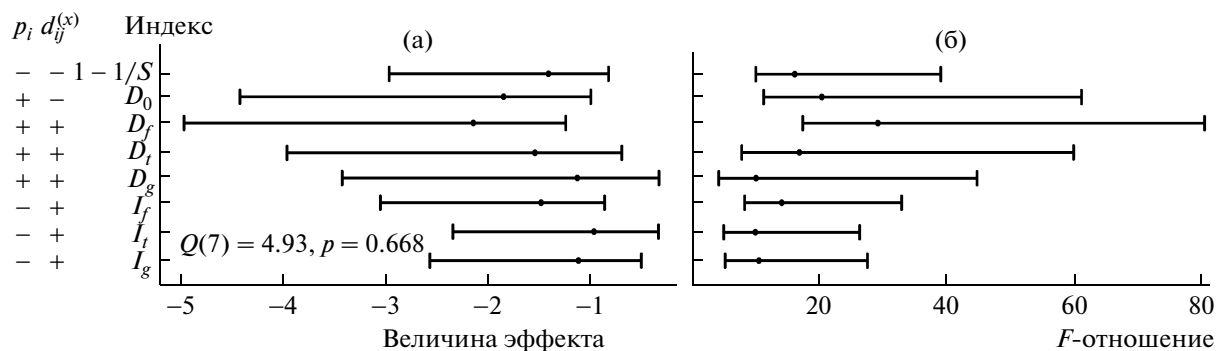


Рис. 2. Информативность индексов разнообразия сообществ эпифитных лишайников в градиенте загрязнения: а – величина эффекта (Q – тест на однородность эффектов), б – F -отношение Фишера. Компоненты, которые учитывает (“+”) или не учитывает (“–”) индекс: p_i – обилие видов, $d_{ij}^{(x)}$ – дистанция между видами. Горизонтальные линии – 95%-й доверительный интервал.

Направленность трендов изменения всех индексов в градиенте загрязнения идентична: взаимодействие между зоной и типом индекса во всех случаях незначимо ($F(4; 392) = 0.734 - 2.064, p = 0.339 - 0.909$). Информативность, оцененная либо как величина эффекта d по Коэну (для двух контрастных уровней загрязнения, рис. 2а), либо как F -отношение Фишера (для всего градиента, рис. 2б), значимо не различается между индексами.

Обнаруженная идентичность трендов изменения разных индексов весьма неожиданна. Исходя из господствующего представления о высокой вероятности совместного исчезновения близкородственных видов мы предполагали менее резкое снижение генетического и таксономического разнообразия по сравнению с видовым. Также ожидалось, что с увеличением токсической нагрузки функциональное разнообразие меняется либо медленнее, либо, напротив, значительно быстрее, чем видовое. Предположение о более плавном снижении функционального разнообразия соответствует современным представлениям о функциональной избыточности сообществ [15], основанным на том, что оно представлено гораздо меньшим количеством групп по сравнению с количеством видов (так, в нашем случае 43 вида по функциональным дистанциям можно сгруппировать в 4–6 кластеров). Противоположный сценарий – резкий спад функционального разнообразия – должен наблюдаться при выпадении целых функциональных кластеров, что возможно при справедливости предположения о тесной связи чувствительности видов к загрязнению с их функциональными признаками.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что выпадение того или иного вида лишайника при увеличении загрязнения равновероятно и не связано с его принадлежностью к группам, выделяемым по сходству генетических, таксономических или функциональных

признаков. Все исследованные индексы представляют практически одинаковую информацию об изменении состояния сообществ лишайников в градиенте загрязнения, а значит, учет разных аспектов разнородности сообществ не дает никакого выигрыша в точности диагностики перед индексами Симпсона и видового богатства.

Необходимо подчеркнуть, что наши результаты могут быть специфичны по отношению к объекту и рассмотренному градиенту нагрузки. Кроме того, для построения таксономических и генетических деревьев с большей разрешающей способностью необходимо большее количество видов, чем характерное для исследованных сообществ; также функциональное значение многих морфофизиологических признаков лишайников до конца не ясно. Следовательно, необходимо более масштабное тестирование исходной гипотезы – не только на других объектах биоты (желательно формирующих многовидовые сообщества), но и для других территорий и типов возмущающих воздействий.

Тем не менее, отвечая на вынесенный в название статьи вопрос, мы можем заключить, что учет дистанций между видами не ведет к приращению информации об изменении разнообразия под действием техногенной нагрузки. Наиболее сбалансированными по трудозатратам и информативности остаются традиционные простые индексы, причем чувствительность (т.е. скорость изменения в области умеренных нагрузок) выше у тех из них, которые учитывают обилие видов.

Мы признательны Е.А. Бельскому, О.В. Дуле, М.В. Козлову и М.Р. Трубиной за обсуждение работы и комментарии.

Работа выполнена при поддержке Президиума РАН (12-П-4-1026), программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4) и РФФИ (13-04-01699, 13-04-01229).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hooper D.U., Adair E.C., Cardinale B.J., et al. // *Nature*. 2012. V. 486. P. 105–108.
2. Magurran A.E. *Measuring Biological Diversity*. Malden: Blackwell, 2004. 256 p.
3. Tuomisto H. // *Oecologia*. 2010. V. 164. № 4. P. 853–860.
4. Ricotta C., Szeidl L. // *Theor. Pop. Biol.* 2006. V. 70. № 3. P. 237–243.
5. Jost L. // *Oikos*. 2006. V. 113. № 2. P. 363–375.
6. Devictor V., Mouillot D., Meynard C., et al. // *Ecol. Lett.* 2010. V. 13. № 8. P. 1030–1040.
7. Mouquet N., Devictor V., Meynard C.N., et al. // *Biol. Res. Cambridge. Phil. Soc.* 2012. V. 87. № 4. P. 769–785.
8. Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2002. V. 33. P. 475–505.
9. Petchey O.L., Gaston K.J. // *Ecol. Lett.* 2006. V. 9. № 6. P. 741–758.
10. Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. // *Экология*. 1995. № 6. С. 455–460.
11. Воробейчик Е.Л. // *Лесоведение*. 2003. № 2. С. 32–42.
12. Lumbsch H.T., Huhndorf S.M. // *Fieldiana Life and Earth Sci.* 2010. P. 1–64.
13. Pavoine S., Vallet J., Dufour A.B., Gachet S., Daniel H. // *Oikos*. 2009. V. 118. № 3. P. 391–402.
14. Leys C., Schumann S. // *J. Exp. Soc. Psychol.* 2010. V. 46. № 4. P. 684–688.
15. Loreau M. // *Oikos*. 2000. V. 91. № 1. P. 3–17.