

УДК 582.287.233:57.083.13

Я. А. ЮРЧАНКА

ШМАТМЕРНЫ АНАЛІЗ ЗМЕНЛІВАСЦІ *PENIOPHORA CINEREA* І *P. INCARNATA* (CORTICIACEAE S. L., BASIDIOMYCETES) У КУЛЬТУРЫ

Чыстая культура грыбоў дазваляе высветліць прынцыпова новы набор марфалагічных прыкмет, якія адлюстроўваюць «схаваную» зменлівасць відаў, паколькі дадзеныя прыкметы адсутнічаюць у прыродных умовах з-за ціску біятычных і абіятычных фактараў. Пры гэтым у культуры кожны індывідуальны міцэлій (г. зн. ізалят) значна адрозніваецца ад іншых па сваёй марфалогіі, што паказана для афілафоравых грыбоў яшчэ ў класічнай рабоце [1] па *Polyporus schweinitzii*. Па гэтай прычыне для апісання культуральнай (стэрыльнай) марфалогіі віду і яго ідэнтыфікацыі патрабуецца разгляд не адзінкавага ізалята, а шэрагу ізалятаў [2]. Розныя віды афілафоравых грыбоў зменлівыя ў культуры ў большай ці меншай ступені, што паказана ў вызначальніку [3].

Для высвятлення структуры радоў і іншых таксонаў грыбоў выкарыстоўваюцца метады нумэрычнай класіфікацыі, калі якасныя прыкметы разглядаюцца як колькасныя. Прыкладам такіх класіфікацый метадам шматмернага шкалавання (multidimensional scaling, або MDS) на аснове галоўным чынам культуральных прыкмет з'яўляецца аналіз 86 відаў аскаміцэтаў і іх анаморф па 98 прыкметам [4], а таксама даследаванне 37 ізалятаў грыбоў роду *Leptostroma* па 33 прыкметах [5].

Разглядаемыя віды рэзупінатных афілафоравых (картыцыоідных) грыбоў — *Peniophora cinerea* (Pers.: Fr.) Cooke і *P. incarnata* (Pers.: Fr.) P. Karst. — вельмі распаўсюджаны ў Беларусі і з'яўляюцца неспецыялізаванымі сапратрофамі на драўніне, галоўным чынам на адмерлых неапалых галінах ліставых дрэў і хмызнякоў. Іх зменлівасць па культуральных прыкметах вельмі каротка адлюстравана ў [3]. Мэтай нашага даследавання з'яўляюцца высвятленне структуры дадзеных відаў і аналіз іх зменлівасці ў сувязі з паходжаннем і раслінай-гаспадаром. Рабочай гіпотэзай з'яўляецца меркаваная групоўка, г. зн. марфалагічнае падабенства ізалятаў з агульнай расліны-гаспадара, а таксама падабенства ізалятаў агульнага паходжання, калі яны атрыманы з адной і той жа лакальнай папуляцыі. Раней для некаторых відаў роду *Peniophora* было ўстаноўлена, што ўнутрывідавоя дывергенцыя генатыпаў часткова асноўваецца на спецыялізацыі па расліне-гаспадару. У прыватнасці, для *P. cinerea* гэта *Fagus sylvatica* [6].

Матэрыялы і метады даследаванняў. Гетэракарыятычныя ізаляты мадэльных відаў *Peniophora* былі атрыманы наступным чынам: з гіф базыдыём (далей пазначаны як f-ізаляты) і як поліспоравыя культуры (далей як р-ізаляты). У даследаванні выкарыстана 24 f- і 9 р-ізалятаў *P. cinerea*, якія сабраны з 8 фізіка-геаграфічных раёнаў і 4 фізіка-геаграфічных правінцый Беларусі, а таксама 20 f- і 6 р-ізалятаў *P. incarnata* — з 9 раёнаў і 4 правінцый (адпаведна раяніраванню Беларусі [7] агульная колькасць раёнаў — 32, правінцый — 6). Ізаляты *P. cinerea* сабраны з 10 відаў раслін-гаспадароў, *P. incarnata* — з 8 відаў раслін. Большасць ізалятаў прадстаўлена са звычайных, або характэрных для разглядаемых відаў *Peniophora* субстратаў у межах Беларусі. Для *P. cinerea* гэта *Corylus avellana* (9 ізалятаў) і *Betula pendula* (10 ізалятаў), для *P. incarnata* — *Corylus avellana* (10 ізалятаў) і *Frangula alnus* (8 ізалятаў). Ізаляты, атрыманыя з адной лакальнай папуляцыі, пазначаны ў тэксце лічбамі тыпу 28.1, 28.2; 48.1, 48.2 і г. д.

Культываванне праводзілася ў паўторнасці ад 3 да 8 сподкаў Петры, пры 26 °С, у цемры, на сусла-агары з 1,5% агар-агара. Сусла разбаўлялася да 6% цукру паводле шкалы Балінга. У цэнтр сподка Петры дыяметрам 89 мм інакуляваўся агаравы блок 10 мм дыяметрам, выразаны з 10-сутачнай культуры. Рэгістраванне культуральных прыкмет праводзілася праз 3 тыдні пасля інакуляцыі.

Асновай для шматмернага аналізу былі матрыцы тыпу «ізаляты-прыкметы ізалятаў». Для складання матрыцы культуральна-марфалагічных прыкмет былі распрацаваны 2 дэталёвыя арыгінальныя шкалы, адаптаваныя для абодвух відаў *Peniophora* асобна. Зыходнай з'яўлялася існуючая шкала прыкмет афілафоравых грыбоў на відавым узроўні [3]. Пры апісанні марфалогіі мы вылучаем прыкметы і іх станы (модусы) адпаведна [8]. Для абодвух відаў мы вылучаем па 12 прыкмет. Колькасць модусаў для прыкмет *P. cinerea* наступная: 1) колер рэверзума інакуляванага блока — 9; 2) цымяная кайма вакол абрыса блока ў рэверзуме — 3; 3) пігментны арэол (гало) вакол блока ў рэверзуме — 3; 4) пігментацыя астатняй часткі рэверзума — 47; 5) радыяльная прамяністасць, ці радыяльная стракатасць у рэверзуме — 5; 6) колер міцэлія інакуляванага блока — 4; 7) пагорачак паветранага міцэлію над блокам — 2; 8) кальцавая канайка, або разрэджанне міцэлію вакол блока — 4; 9) пігментацыя міцэліяльнага дыванка — 30; 10) тэкстура дыванка — 23; 11) кроплі эксудата — 2; 12) міцэлій у значнай меры ўзнімаецца на накрыўку сподка Пётры — 1. Для *P. incarnata* пералік прыкмет такі ж самы, за выключэннем прыкметы 6. Колькасць модусаў для прыкмет *P. incarnata* наступная: 1) 9; 2) 1; 3) 2; 4) 25; 5) 6; 6) выразкі ў краі міцэліяльнага дыванка — 2; 7) 3; 8) 4; 9) 20; 10) 33; 11) 1; 12) 1. Прыкметы 4 і 10 з'яўляюцца складанымі, таму колькасць модусаў перавышае колькасць ізалятаў. Станы, або модусы прыкмет з'яўляюцца самі па сабе бінарнымі (булеўскімі) прыкметамі і маюць 2 значэнні, якія перадаюцца колькасна: прысутнасць прыкметы (1) і адсутнасць (0) [9]. Такім чынам, зыходныя булеўскія матрыцы ўяўляюць наступнае: 33 ізалята × 133 прыкметы — для *P. cinerea*, 26 ізалятаў × 107 прыкмет — для *P. incarnata*. Кожны ізалят з'яўляецца вектарам размернасцю 133 і 107 прыкмет адпаведна. Такая значная колькасць бінарных прыкмет выконвае 2 функцыі: магчымасць адрозніць кожны ізалят ад іншых і максімальна зняць суб'ектывізм класіфікацыі, г. зн. кожная з бінарных прыкмет у самай малой ступені з'яўляецца класам, які аб'ядноўвае больш дробныя станы прыкметы. Бінарныя прыкметы выкарыстоўваліся як неўзважаныя — кожная з іх мае пры вылічэнні матрыцы роўнавялікае значэнне.

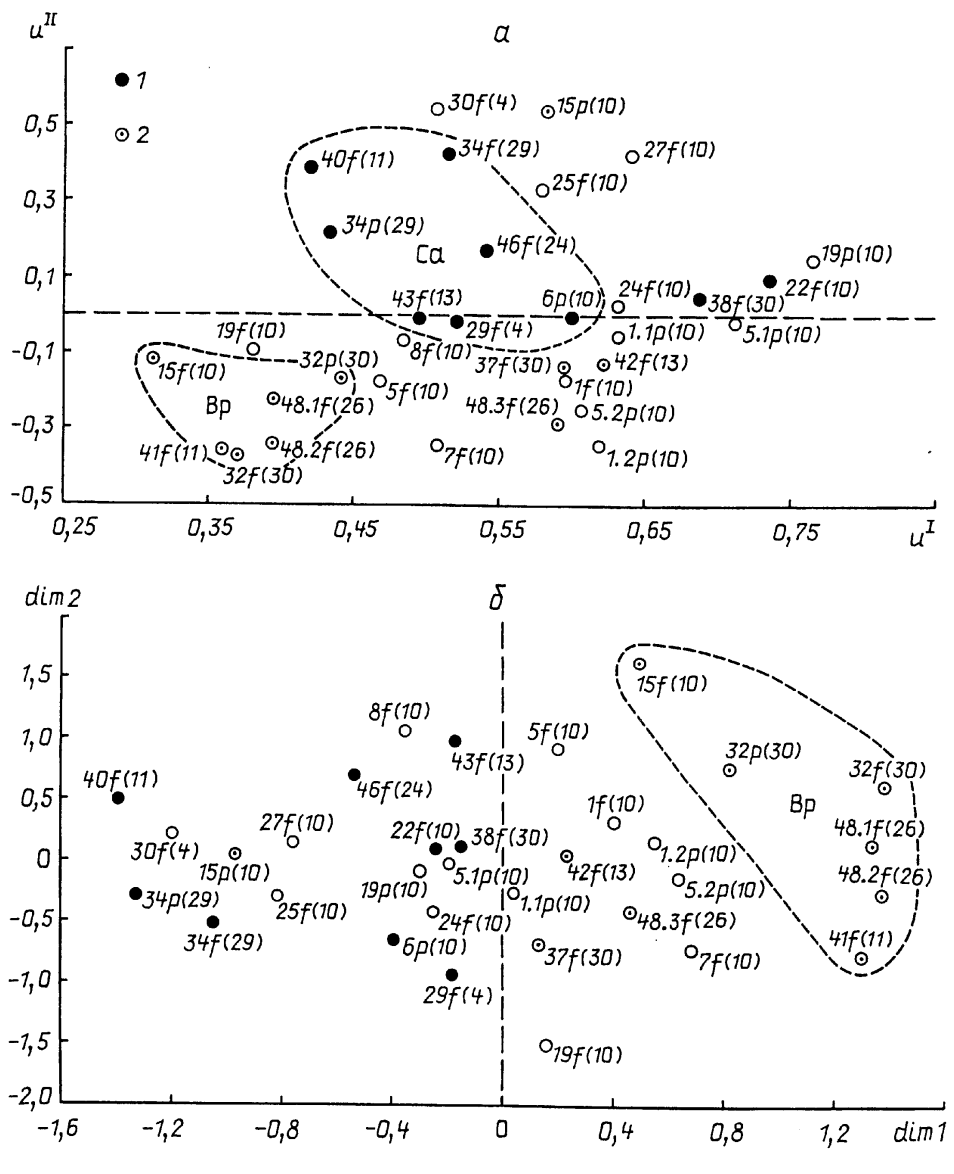
Двухмерная ардынацыя ізалятаў праводзілася 2 метадамі: галоўных кампанент, або PCA — principal component analysis, і неметрычнага шматмернага шкалавання, або MDS [10], з дапамогай праграмнага пакета STATISTICA for Windows 5.0 (StatSoft, Inc., 1995). Ардынацыя метадам PCA праводзілася па значэннях 1-й і 2-й галоўных кампанент — u^I і u^{II} . Пры шматмерным шкалаванні аб'екты размяшчаліся ў плоскасці 1-га і 2-га вымярэнняў — Dimension 1 (dim 1) і Dimension 2 (dim 2). Для MDS выкарыстоўваліся наступныя параметры: Starting configuration = Standard Guttman-Lingoes, Epsilon = 0, Minimum number of iterations = 6, Maximum number of iterations = 50.

Вынікі і іх абмеркаванне. Па сваіх макра- і мікраскапічных прыкметах базідыёмы *P. cinerea* і *P. incarnata*, з якіх атрыманы ізаляты, адпавядалі вузкім марфалагічным канцэпцыям дадзеных відаў у [11]. Такім чынам, наборы ізалятаў прадстаўляюць у гэтых адносінах гамагенныя таксанамічныя віды. Пры складанні пераліку прыкмет, або шкалы для падрабязнага апісання марфалогіі, назіралася розная ступень зменлівасці па адной і той жа прыкмеце ў *P. cinerea* і *P. incarnata*. Напрыклад, прыкмета «пігментацыя рэверзума» набывае для *P. cinerea* і *P. incarnata* адпаведна 47 і 25 модусаў, прыкмета «тэкстура міцэліяльнага дыванка» для *P. cinerea* і *P. incarnata* — адпаведна 23 і 33 модусы. Агульная колькасць бінарных прыкмет, якія вылучаны для *P. cinerea*, перавышае колькасць бінарных прыкмет у *P. incarnata* на 27%, але, магчыма, розная колькасць вывучаных відаў ізалятаў абумоўлівае некаторую хібнасць.

У аналізуемых ардынацыях выяўленне заканамернасцей праводзілася па трох напрамках: 1) кластэрызацыя па расліне-гаспадару; 2) па геаграфічнай агульнасці; 3) па роднасці. У апошнім выпадку р-ізаляты могуць мець сібсавую роднасць (sib-related), г. зн. паходзіць ад спор адной базідыёмы або базідыём з адной генэты (індывідуальнага міцэлію). Другі тып роднасці — гэта паходжанне f- і р-ізалятаў ад прасторава блізкіх грыбных індывідаў, напрыклад з адной і той жа галіны.

Атрыманая ардынацыя метадам галоўных кампанент (мал. 1, а; 2, а) мае практычную перавагу, бо дае лепшую кластэрызацыю аб'ектаў. Акрамя таго, па нашых назіраннях, кластэрызуемасць узрастае пры павелічэнні колькасці рэплік (паўторнасцей) кожнага ізалята — у гэтым выпадку матрыца ўдакладняецца зменлівасцю ізалятаў пры кланаванні.

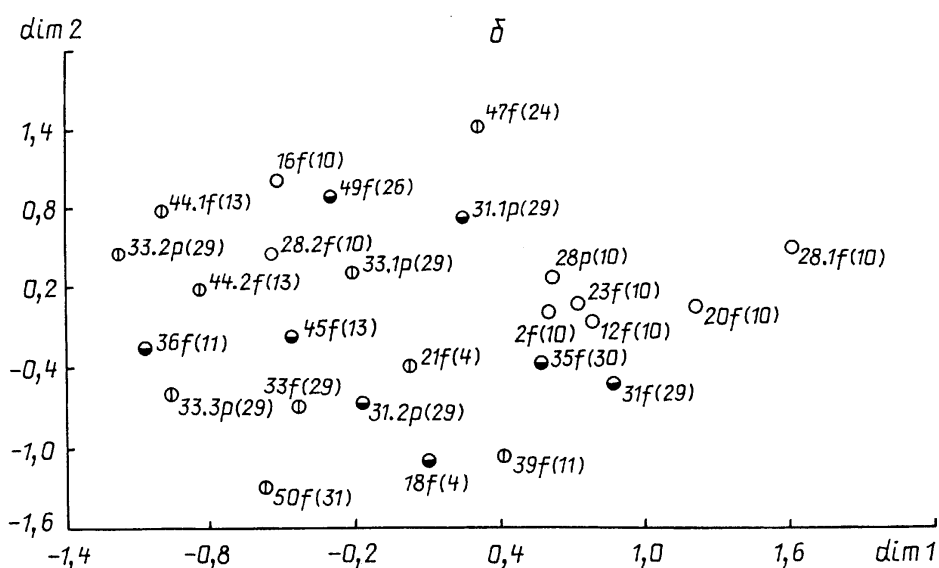
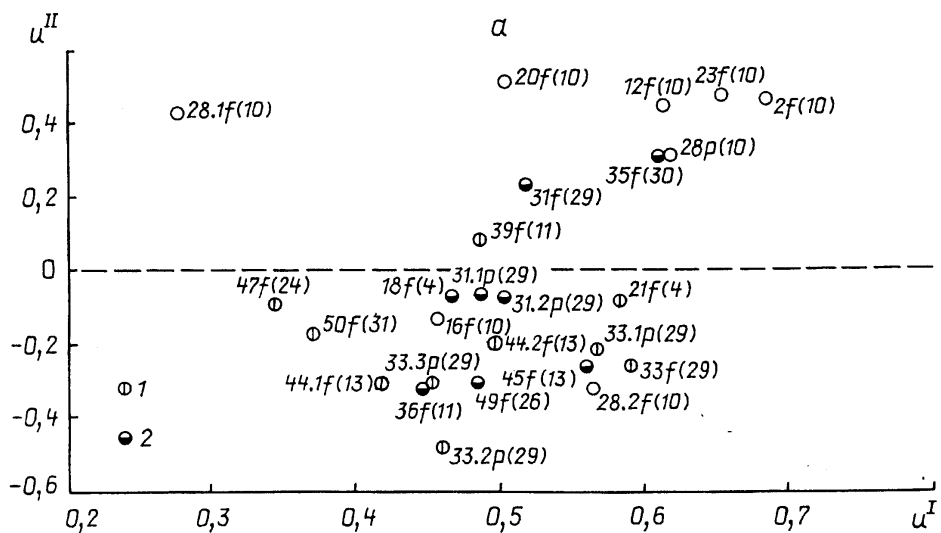
Па прыкмеце расліны-гаспадара для абодвух відаў не назіраецца выразнай кластэрызацыі, але прасочваецца чарга заканамернасцей. Усе ізаляты *P. cinerea* з драўніны *Betula pendula*, за выключэннем 15р, атрымліваюць значэнні другой галоўнай кампаненты $u^{II} < 0$ (мал. 1, а) і $\text{dim } 1 > 0$ (мал. 1, б). Паколькі разглядаемыя метады ардынацыі заснаваны на карэляцыі паміж вектарамі, такая групоўка аб'ектаў адносна восей каардынат сведчыць аб наяўнасці комплексу агульных скарэліраваных прыкмет ва ўсіх ізалятах з *Betula pendula*. Ізаляты *P. cinerea*



Мал. 1. Ардынацыя ізалятаў *P. сінегеа*: а — метадам PCA, б — метадам MDS. Нумарам перад дужкамі пазначаны код ізалята, у дужках — нумар фізіка-геаграфічнага раёна, адпаведна раяніраванню Дзяменцьева [7]: 1 — ізаляты з *Corylus avellana*, 2 — з *Betula pendula*

з *Corylus avellana* таксама аб'ядноўвае комплекс з некалькіх прыкмет, паколькі ўсе яны набываюць значэнні $\text{dim } 2 < 0$ (мал. 1, б). Для большасці культур як *P. сінегеа*, так і *P. incarnata* характэрна ўтварэнне пігменту ў міцэліяльным дыванку, прычым інтэнсіўнасць пігментацыі з узростам павялічваецца. Колер пігменту па шкале [12] вызначаецца як вохраны — ochraceous. Ізаляты з *Betula pendula* характарызуюцца як сярэдне- або інтэнсіўна-пігментаваныя, у большасці з цямнеючым рэверзумама і фактурай дыванка лямцавай, шэрсціста-лямцавай, ці шматкова-лямцавай. Ізаляты з *Corylus avellana* характарызуюцца як слаба- ці сярэднепігментаваныя, з рэверзумама вельмі зменлівага колеру, тэкстурай дыванка лямцавай, шаўкавіста-лямцавай, гранулярна- ці мучніста-лямцавай. Акрамя таго, ізаляты з *Betula pendula* ўтвараюць прасторавую агульнасць, або «воблака» на дыяграмах — пазначана як «Bp» (мал. 1, а, б). Кластэр 32f, 41f, 48.1f, 48.2f аб'ядноўвае інтэнсіўна-пігментаваныя ізаляты. Такую ж самую агульнасць (пазначана «Ca», мал. 1, а) утвараюць сем з дзевяці ізалятаў з *Corylus avellana*. Яны вылучаюцца як светлапігментаваныя ў большасці, а таксама як маючыя характэрную радыяльную прамяністасць міцэлію (шаўкавіста-лямцавая фактура). У дадзеным выпадку агульнасць па расліне-гаспадару «Ca» аб'ядноўвае элементы некалькіх суседніх кластэраў.

Усе ізаляты *P. incarnata* з *Corylus avellana*, акрамя 39f, маюць значэнні $u^{\text{II}} < 0$ (мал. 2, а). Такім чынам, іх характарызуе марфалагічная агульнасць па аналогіі з апісанымі вышэй выпадкамі для *P. сінегеа*. Адпаведна [3], для маладых культур *P. incarnata* пігментацыя міцэлію ўвогуле не ўласціва. Тым не менш міцэлій без пігменту ў першыя 10 дзён росту назіраўся толькі для 11 нашых ізалятаў з 26. Ізаляты *P. incarnata* з *Corylus avellana* характарызуюцца як слаба- і сярэднепігментаваныя, у большасці з цямнеючым рэверзумама, з лямцавай, шаўкавіста-лямцавай і шэрсціста-лямцавай тэкстурай міцэліяльнага дыванка.



Мал. 2. Ардынацыя ізалятаў *P. incarnata*: а — метадам PCA, б — метадам MDS; 1 — ізаляты з *Corylus avellana*, 2 — з *Frangula alnus*

Па геаграфічнай прыкмеце заўважаная кластэрызацыя адсутнічае, за выключэннем кластэра 2f, 12f, 23f (мал. 2, а, б) — ізаляты сабраны ў Бярэзінскім запаведніку з розных раслін. Гэтыя ізаляты аб'ядноўвае светлая пігментацыя міцэлію, рэверзум без пігменту і лямцавая тэкстура дыванка. Геаграфічна блізкія ізаляты ў большасці трапляюць у розныя фенетычныя кластэры. Ізаляты, якія аб'яднаны тапічнай (прасторавай) блізкасцю, кластэрызуюцца не ва ўсіх выпадках. У групе «48f» (сабраны з адной індывідуальнай кансорцыі бярозы, мал. 1, а, б) два ізаляты з трох блізкі марфалагічна. З адной індывідуальнай кансорцыі арэшніку паходзяць 44.1f і 44.2f (мал. 2, а, б). У той жа час вельмі значную ступень раз'яднання дэманструюць 28.1f, 28.2f і 28p, якія ізаляваны з аднаго дрэва *Salix caprea* (мал. 2, а, б).

У большасці выпадкаў ізаляты, аб'яднаныя генетычным паходжаннем (роднасцю), аддалены па марфалогіі — напрыклад, 15f і 15p (мал. 1, а, б), 33f, 33.2p і 33.3p (мал. 2, а, б). Марфалагічную блізкасць захоўваюць 1f і 1.2p, 34f і 34p (мал. 1, а, б). Пара 31.1p і 31.2p (мал. 2, а) пры ардынацыі PCA праяўляе прыкметнае падабенства ў сувязі з сібсавай роднасцю.

Такім чынам, унутрывідавы полімарфізм картыцыоідных грыбоў па культуральна-марфалагічных прыкметах — гэта з'ява, якая знаходзіцца пад уплывам складаных папуляцыйна-генетычных працэсаў. Папуляцыі складаюцца з індывідаў, значна аддаленых па фенатыпу — як 28.1f і 28.2f, 48.2f і 48.3f, што належыць тлумачыць камбінатыўнай зменлівасцю, калі нашчадкі атрымліваюць розныя спалучэнні алеляў па шматлікіх локусах. Нашы даныя суадносяцца з фактам, што р-ізаляты больш зменлівыя, чым f-ізаляты [2].

Пры ардынацыі грыбных індывідаў (генэт) па культуральнай марфалогіі не назіраецца выразнай групойкі па геаграфічнай прыкмеце і генетычнай роднасці, але прасочваецца некаторая ступень агульнасці па расліне-гаспадару — асабліва ў выпадку *P. cinerea*. Апошнія можа сведчыць аб пачатковым працэсе ўтварэння субстратных форм. Тым не менш разглядаемыя

выбаркі ізалятаў як *P. cinerea*, так і *P. incarnata* пры ардынацыі не распадаюцца на якія-небудзь выразна адасобленыя групы і прадстаўляюць цэласны, але даволі зменлівы таксон.

Аўтар удзячны Г. Ф. Рыкоўскаму (Інстытут эксперыментальнай батанікі НАН Беларусі) за крытычны разгляд рукапісу, а таксама Р. В. Навіцкаму (Інстытут заалогіі НАН Беларусі) за дапамогу ў статыстычнай апрацоўцы даных.

Summary

Isolates of two cultured wood-inhabiting saprobic species of corticioid fungi are analyzed morphologically using principal component analysis and non-metric multidimensional scaling. The material represents 33 isolates of *Peniophora cinerea* from 8 natural districts and 26 isolates of *P. incarnata* from 9 natural districts of Belarus. The data sets are composed of 133 binary (Bulean) characters for *P. cinerea* and 107 binary characters for *P. incarnata*. The ordinations (diagrams) for the two species are considered. There is no clear clustering, with several exceptions, for the isolates from the same locality, for genetic affined isolates (from the same population or sib-related), and from the same host. However, some similarity in morphology of *P. cinerea* isolates from *Corylus avellana* and partly from *Betula pendula* is observed, as indicated by (+) or (-) values of coordinates on the diagrams. Isolates of both *Peniophora* species do not fall into any intraspecific taxa, but some divergence determined by the host plant is admitted.

Літаратура

1. Childs T. W. // *Phytopathology*. 1937. Vol. 27, N 1. P. 29—50.
2. Davidson R. W., Campbell W. A., Vaughn D. B. // *US Dep. Agric. Technical Bulletin No. 785*. Washington, 1942.
3. Stalpers J. A. // *Stud. Mycol.* 1978. N 16.
4. Dabinett P. E., Wellman A. M. // *Can. J. Bot.* 1978. Vol. 56, N 17. P. 2031—2049.
5. Sieber-Canavesi F., Petrini O., Sieber T. N. // *Mycologia*. 1991. Vol. 83, N 1. P. 89—96.
6. Hallenberg N. // *Windahlia*. 1986. Vol. 16. P. 73—80.
7. Дзяменцьеў В. А. // *БелСЭ*. Т. 12. Мн., 1975. С. 51—52.
8. Васильева Л. Н. Пиреномицеты и локулоаскомицеты севера Дальнего Востока. Л., 1987.
9. Миркин Б. Г. Анализ качественных признаков и структур. М., 1980.
10. Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С. и др. Прикладная статистика: Классификация и снижение размерности / Под ред. С. А. Айвазяна. М., 1989.
11. Eriksson J., Hjortstam K., Ryvar den L. *The Corticiaceae of North Europe*. Vol. 5. Oslo, 1978.
12. Бондарцев А. С. Шкала цветов: Пособие для биологов при науч. и научно-прикл. исслед. М.; Л., 1954.

*Инстытут эксперыментальнай батанікі
імя В. Ф. Купрэвіча НАН Беларусі*

*Паступіў у рэдакцыю
17.02.2000*