

Ю.А. Штирц

ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ *POPULUS NIGRA* L. В АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Государственное учреждение «Донецкий ботанический сад»

Проведено исследование изменений морфологических признаков листовой пластинки *Populus nigra* L. в условиях экосистем с различной степенью антропогенной трансформации: территория парка, придорожные насаждения автодорог города, отвалы вскрышных пород, породные отвалы угольных шахт. Варьирование показателя удельной площади листовой пластинки следует расценивать как среднее. В антропогенно нарушенных экосистемах отмечено снижение среднего значения удельной площади листовой пластинки и увеличение морфологической интеграции *P. nigra* по рассматриваемым морфологическим признакам (удельная площадь и форма листовой пластинки), что в максимальной степени проявляется на отвалах угольных шахт.

Ключевые слова: *Populus nigra*, листовая пластинка, удельная площадь, форма, морфологическая адаптация, онтогенетическая тактика, онтогенетическая стратегия

Введение

Эволюционные преобразования любой системы, включая биологическую, могут идти как по линии приспособления к определенным и относительно постоянным условиям среды их функционирования, так и по линии приспособления к более изменчивым условиям. В первом случае возрастает прежде всего функциональная адаптированность систем, их устойчивость, во втором случае – их трансформационная пластичность, возможность новых кардинальных преобразований, адаптивность к новым условиям функционирования. Степень эволюционной пластичности, как и степень приспособленности, зависит от стратегии адаптивной эволюции [15].

Адаптивные процессы растений, вызванные неблагоприятными условиями произрастания, приводят к существенным перестройкам ассимилирующего аппарата, который является высокочувствительным к внешним воздействиям и обладает высокой пластичностью. Морфологические изменения листа являются функциональным ответом на факторы окружающей среды [8, 17, 20].

Одним из распространенных методов оценки изменчивости является изучение взаимосвязи

ряда морфологических структур исследуемого объекта по показателям общей и согласованной изменчивости [4, 5, 10–12]. Показатель согласованной изменчивости отражает морфологическую целостность или степень интегрированности исследуемых структурных признаков [12]. Принимая это во внимание, исследования морфологической изменчивости листьев и оценка скоординированности этих изменений в ответ на различные условия среды представляют большой интерес.

Цель и задачи исследований

Целью исследований была оценка изменений морфологических признаков листовой пластинки *Populus nigra* L. в антропогенно трансформированных экосистемах.

В ходе выполнения работы предусматривалось решение следующих задач:

– определение значений удельной площади листовой пластинки *P. nigra* в экосистемах с различной степенью антропогенной трансформации;

– оценка вариабельности показателя удельной площади листовой пластинки в исследуемых экосистемах;

– оценка онтогенетической тактики и стратегии *P. nigra* в экосистемах с антропогенным прессингом исходя из проявления морфологической интеграции данного вида по таким морфологическим признакам как удельная площадь и форма листовой пластинки.

Объекты и методики исследований

Populus nigra встречается в разнообразных биотопах, включая техногенные экосистемы различных типов, что дает возможность исследовать морфологическую изменчивость его листовой пластинки в зависимости от влияния тех или иных экологических факторов. Учитывая склонность данного вида к гибридизации с близкородственными видами рода *Populus* L., выбирали экземпляры растений с четко выраженными морфологическими признаками видовой принадлежности.

Удельная площадь листовой пластинки является одним из наиболее информативных показателей, используемых мировыми сравнительными базами по экологическим свойствам растений [8, 19]. Степень антропогенной нагрузки на экосистемы оказывает существенное влияние на форму листовой пластинки растений [2]. Изменение формы может быть важным показателем, превосходящим по информативности типичные метрические характеристики, такие как линейные размеры, площадь или объем [1].

Листья собирали с древесных растений зрелой стадии генеративного периода. Сбор материала во временном аспекте охватывал несколько вегетационных циклов с 2011 по 2018 гг., что позволило свести к минимуму влияние метеоусловий каждого конкретного периода вегетации. Определение возрастного состояния деревьев проводили по системе О. В. Смирновой и др. [14]. Местами сбора листьев являлись придорожные насаждения автодорог г. Донецка, породные отвалы угольных шахт (отвал шахты № 6–14 в г. Макеевке, отвал № 1 шахты «Чулковка» № 8 в г. Донецке), отвалы вскрышных пород Докучаевского флюсодоломитного комбината. Условным контролем послужила территория парка им. А.С. Щербакова в г. Донецке. Общий объем выборки составил 468 листьев.

Листовые пластинки были отсканированы, затем на оцифрованных изображениях с помощью компьютерной программы TPSDig 2.10 нанесены 38 меток по часовой стрелке. Первая метка была нанесена в месте прикрепления черешка, двадцатая – на верхушке листовой пластинки. Остальные метки (2–19, 21–38) были расположены по краю листовой пластинки таким образом, что образованные отрезки 2–38, 3–37, 4–36, 5–35 ... 19–21 оказались параллельными и расположенными на равном расстоянии от соседних отрезков. Для более точного нанесения меток оцифрованные изображения визуальнo совмещали с «сеткой» при помощи программы Vitrite 1.1.1.

Расположение меток на оцифрованном изображении листовой пластинки *P. nigra* отражено на рисунке 1.

С целью определения удельной площади листовые пластинки высушивали при температуре 60 °С в соответствии с методикой [8]. Удельную площадь вычисляли как отношение площади к массе высушенной листовой пластинки (см²/г) [16]. Измерение площади проводили в программе Biological Pseudosymmetry (BioPs) [7]. Оценку достоверности различий показателя осуществля-

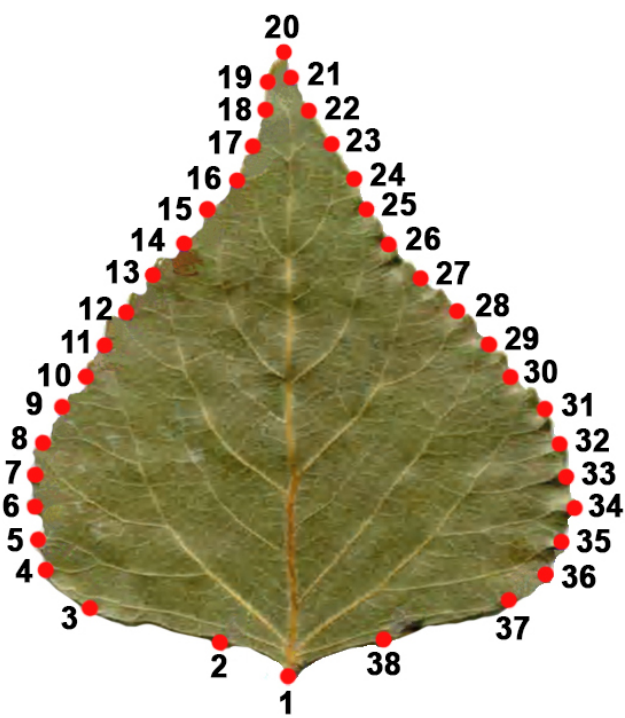


Рисунок. Расположение меток (1–38) на оцифрованном изображении листовой пластинки *Populus nigra* L.

Figure. The location of the marks (1–38) on the digitized image of the leaf blade of *Populus nigra* L.

ли с использованием t-критерия Стьюдента. Коэффициент вариации рассчитывали по Г. Ф. Лакину [9]. Статистическую обработку данных проводили с применением пакета Statistica 6.0.

Оценку корреляции удельной площади и формы листовой пластинки осуществляли с использованием F-критерия Гудолла. Вычисление F-критерия Гудолла проводили в программе TPSRegr 1.37.

Результаты исследований и их обсуждение

Минимальное значение удельной площади листовой пластинки *P. nigra* составило 87,8, максимальное – 285,7 см²/г. Значения данного показателя в условиях исследуемых экосистем отражены в таблице 1.

Таблица 1. Удельная площадь листовой пластинки *Populus nigra* L., см²/г

Территория парка	Придорожные насаждения автодорог города	Породные отвалы угольных шахт	Отвалы вскрышных пород
183,6±10,23	143,3±5,82	140,8±7,03	119,8±4,54

Доверительный интервал указан для P = 0,05

При сравнении выборок листовых пластинок *P. nigra* антропогенно нарушенных экосистем с выборкой парка им. А. С. Щербакова во всех случаях сравнений отмечены статистически достоверные различия при P<0,001. Статистически достоверные различия выявлены также при сравнении по данному показателю выборки отвалов вскрышных пород с выборками придорожных насаждений автодорог города и породных отвалов угольных шахт. Статистически достоверных различий не выявлено при сравнении выборок придорожных насаждений города и породных отвалов угольных шахт. Таким образом, исходя из полученных значений, можно сделать вывод о снижении показателя удельной площади листовой пластинки *P. nigra* в антропогенно нарушенных экосистемах.

Значения коэффициента вариации удельной площади листовой пластинки в условиях исследуемых экосистем отражены в таблице 2.

Учитывая значения коэффициента вариации (табл. 2), следует отметить, что минимальная вариабельность рассматриваемого показателя характерна для листовых пластинок территории

Таблица 2. Коэффициент вариации удельной площади листовой пластинки *Populus nigra* L., %

Территория парка	Придорожные насаждения автодорог города	Породные отвалы угольных шахт	Отвалы вскрышных пород
16,8	17,4	24,1	19,1

парка, максимальная – для листовых пластинок породных отвалов угольных шахт. Согласно значениям коэффициента, приведенным в работе Г.Ф. Лакина [9], варьирование данного показателя в целом следует расценивать как среднее: коэффициент вариации находится в пределах от 16,8 до 24,1 %.

Возрастание общей изменчивости признака при меняющихся экологических условиях является случаем проявления дивергентной онтогенетической тактики. Также возрастание общей изменчивости признака в условиях нарастания стресса можно трактовать как поиск путей морфологической адаптации [3, 13]. Вместе с тем, затруднительно однозначно трактовать динамику рассматриваемого признака как проявление онтогенетической тактики.

Согласно литературным данным [18], увеличение относительной скорости роста растений, представляющее собой один из адаптивных признаков к новым условиям среды, связано с высокой интенсивностью фотосинтеза и высокой удельной площадью листовой пластинки. Принимая это во внимание, можно предположить, что уменьшение показателя удельной площади листовой пластинки *P. nigra* в антропогенно нарушенных экосистемах является результатом снижения ассимиляционных процессов в стрессовых для растения условиях.

Оценка корреляции удельной площади и формы листовой пластинки *P. nigra* исследуемых экосистем отражена в таблице 3.

Согласно результатам исследований, выявлена корреляция удельной площади и формы листовой пластинки *P. nigra* в экосистемах с антропогенным прессингом, которая, согласно значениям F-критерия Гудолла (табл. 3), в наибольшей степени проявляется в условиях породных отвалов угольных шахт, в условиях парка данная корреляция не установлена. Таким образом, можно говорить об усилении морфологической интегра-

Таблица 3. Оценка корреляции удельной площади и формы листовой пластинки *Populus nigra* L.

Территория парка		Придорожные насаждения автодорог города		Породные отвалы угольных шахт		Отвалы вскрышных пород	
значение F-критерия Гудолла	уровень значимости Р	значение F-критерия Гудолла	уровень значимости Р	значение F-критерия Гудолла	уровень значимости Р	значение F-критерия Гудолла	уровень значимости Р
0,2424	1,0000	3,2574	0,0000	20,5344	0,0000	4,2563	0,0000

ции *P. nigra* по рассматриваемым морфологическим признакам: удельная площадь и форма листовой пластинки.

Согласно работам А.Р. Ишбирдина с соавторами [4–6], усиление морфологической интеграции растений является проявлением защитной онтогенетической стратегии. Наличие защитной стратегии или защитной составляющей в комбинированной стратегии можно расценивать как проявления устойчивости к стрессу на морфологическом уровне.

Выводы

1. Значение удельной площади листовой пластинки *P. nigra* исследуемых выборок находится в пределах от 87,8 до 285,7 см²/г. В антропогенно нарушенных экосистемах отмечено снижение среднего значения данного показателя.

2. Варьирование показателя удельной площади листовой пластинки *P. nigra* следует расценивать как среднее. Коэффициент вариации возрастает в ряду: территория парка – придорожные насаждения автодорог города – отвалы вскрышных пород – породные отвалы угольных шахт.

3. В экосистемах с антропогенным прессингом выявлено увеличение морфологической интеграции *P. nigra* по рассматриваемым морфологическим признакам – удельная площадь и форма листовой пластинки, – что в максимальной степени проявляется на отвалах угольных шахт. Выявленная закономерность может служить подтверждением защитной онтогенетической стратегии данного вида в измененных экологических условиях и свидетельствовать об устойчивости к стрессу на морфологическом уровне.

1. Глухов А.З., Николаева А.В., Стрельников И.И. Опыт компьютеризированной обработки изображений листовых пластинок при изучении экологической пластичности // Роль ботанических садов и дендрариев в сохране-

нии, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира: Материалы Международной научной конференции, посвященной 85-летию Центрального ботанического сада НАН Беларуси (Минск, 6–8 июня 2017 г.). Минск, 2017. С. 59–62.

2. Дрожжина В.Н. Изменение формы листовой пластинки *Populus tremula* L. в условиях промышленного загрязнения // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Материалы XIV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Вятка, 5–8 декабря 2016 г.). Киров: Радуга-ПРЕСС, 2016. С. 145–147.
3. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1989. 146 с.
4. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценоотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: Материалы докладов VII Всероссийского популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113–120.
5. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. 2005. N 1. С. 85–98.
6. Ишбирдин А.Р., Кливаденко Е.В., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез *Solanum tuberosum* // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13, N 5(2). С. 76–78.
7. Комплекс программных продуктов BioPS для автоматической количественной оценки степени псевдосимметрии растительных объектов. 2010. URL: <http://ecograde.belozersky.msu.ru/links/index.html>
8. Крохмаль И.И. Функциональная анатомия и морфология листа *Campylopus sibirica* L. // Промышленная ботаника, 2020. Вып. 20, № 4.

- Ecology and noospherology. 2015. Vol. 26, N 1–2. P. 54–65.
9. Лакин Г.Ф. Биометрия: уч. пос. для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
10. Рахмангулов Р. С. Морфологическая структура и изменчивость листьев березы (*Betula* L.) на высотном градиенте (Южный Урал) и в условиях антропогенной нагрузки: дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2016. 152 с.
11. Ростова Н.С. Структура и изменчивость корреляций морфологических признаков цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000. 40 с.
12. Ростова Н.С., Дондуа А.К. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2002. 308 с.
13. Сафаргалина А.Т., Хусаинова С.А., Ишбирдин А.Р. Проявления стратегий жизни *Atriplex patula* L. в онтогенезе // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13, N 5(2). С. 112–114.
14. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Таронова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. Ч. I. С. 14–43.
15. Тахтаджян А.Л. На пути к универсальной эволюционной науке / Грани эволюции: статьи по теории эволюции. 1943–2006 гг. СПб.: Наука, 2007. С. 209–285.
16. Sack L., Cowan P.D., Jaikumar N., Holbrook N.M. The 'hydrology' of leaves: coordination of structure and function in temperate woody species // Plant, Cell & Environment. 2003. Vol. 26, Iss. 8. P. 1343–1356.
17. Scheepens J.F., Frei E. S., Stöcklin J. Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes // Oecologia. 2010. Vol. 164. P. 141–150.
18. Shipley B. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance // Functional Ecology. 2002. Vol. 16, N 35. P. 682–689.
19. Vendramini F., Diaz S., Gurvich D.E., Wilson P.J., Thompson K., Hodgson J.G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species // New fitologist. 2002. Vol. 154, Iss. 1. P. 147–157.
20. Zhongqiang L., Dan Y. Factors affecting leaf morphology: A case study of *Ranunculus natans* C.A. Mey. (Ranunculaceae) in the arid zone of northwest China // Ecological Research. 2009. Vol. 24. P. 1323–1333.

Поступила в редакцию: 02.11.2020

UDC 58.02:581.45:674.031.623.234.4

CHANGES IN THE MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF LEAF BLADE OF *POPULUS NIGRA* L. IN ANTHROPOGENICALLY TRANSFORMED ECOSYSTEMS

Yu.A. Shtirts

Public Institution «Donetsk Botanical Garden»

A study of changes in the morphological characteristics of *Populus nigra* L. leaf blade was carried out in the conditions of ecosystems with various degrees of anthropogenic transformation: the territory of park, roadside plantings of city highways, overburden rock dumps, coal mine dumps. Variations in the specific area of leaf blade should be regarded as average. In anthropogenically disturbed ecosystems, a decrease in the average values of specific area of leaf blade and an increase in the morphological integration of *P. nigra* according to the morphological characteristics under consideration (specific area and shape of leaf blade) were noted, manifested to the maximum extent in the coal mine dumps.

Key words: *Populus nigra*, leaf blade, specific area, shape, morphological adaptation, ontogenetic tactics, ontogenetic strategy