

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ *BETULA PENDULA* ROTH В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

© 2021

Жуйкова Т.В., Попова А.С., Мелинг Э.В.

*Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал)
Российского государственного профессионально-педагогического университета
(г. Нижний Тагил, Свердловская область, Российская Федерация)*

Аннотация. Проведен анализ изменчивости морфологических признаков листа *Betula pendula* Roth, произрастающей в градиенте техногенной трансформации почв. Биологический материал собран в природных фитоценозах и на техногенно загрязненных тяжелыми металлами территориях Притагильской зоны Среднего Урала. В исследуемом градиенте наблюдается изменение формы листовой пластинки: она округляется, основание выпрямляется, верхушка вытягивается. Размеры листовых пластинок *Betula pendula* в условиях среднего уровня загрязнения меньше, чем на фоновом и максимально загрязненном участках. Самые крупные листья характерны для *B. pendula* с максимально загрязненного участка. В исследуемом градиенте техногенной трансформации окружающей среды выделено четыре типа форм листовых пластинок: 1) яйцевидная с округленно-клиновидным основанием и с заостренной верхушкой; 2) треугольно-широкояйцевидная с округленно-клиновидным основанием и с заостренной верхушкой; 3) треугольно-широкояйцевидная с усеченным основанием и с заостренной верхушкой; 4) треугольно-широкояйцевидная с усеченным основанием и с удлиненно-заостренной верхушкой. В ходе факторного анализа выделены факторы, объясняющие 60% суммарной дисперсии признака «форма листа». Переменные имеют большие факторные нагрузки для первого (длина и ширина листовой пластинки, длина черешка, расстояние от кончика листовой пластинки до самой широкой части) фактора (42%) и меньшие (18%) для второго (индекс листа). На основании этих признаков проведен дискриминантный анализ, результаты которого свидетельствуют об отличии листьев у растений с импактной территории от остальных. На основании соотношения общей и согласованной изменчивости выделены морфологические признаки, которые являются экологическими индикаторами: расстояние между основаниями первой-второй и второй-третьей боковых жилок первого порядка, расстояние от самой широкой части до основания листовой пластинки, ИФ (индекс формы листа). Высокая общая и низкая согласованная изменчивость этих признаков определяется в большей степени влиянием факторов окружающей среды. Анализ закономерностей изменения уровня морфологической интеграции листьев в градиенте техногенной трансформации почв показал, что для *Betula pendula* характерна защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth; морфологические признаки листа; форма листовой пластинки; диагностические признаки; структура морфологической изменчивости листа; онтогенетическая стратегия; фоновые и техногенно нарушенные территории.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *BETULA PENDULA* ROTH LEAVES UNDER CONDITIONS OF TECHNOGENIC TRANSFORMATION OF THE ENVIRONMENT

© 2021

Zhuikova T.V., Popova A.S., Meling E.V.

*Nizhny Tagil State Social and Pedagogical Institute (branch) of Russian State Vocational Pedagogical University
(Nizhny Tagil, Sverdlovsk Region, Russian Federation)*

Abstract. The paper analyzes morphological characters variability of *Betula pendula* Roth leaves growing in the gradient of technogenic soil transformation. Biological material was collected in natural phytocoenoses and in the Pritagil'skaya zone of the Middle Urals technogenically contaminated with heavy metals. In the gradient under study, a change in the shape of the leaf blade is observed: it is rounded, the base is straightened and the top is stretched. The sizes of leaf blades of *Betula pendula* are smaller under conditions of an average level of pollution than in the background and maximum polluted areas. The largest leaves are typical for *B. pendula* from the most polluted area. In the studied gradient of the technogenic transformation of the environment, four types of leaf blades forms were distinguished: 1) ovate with a rounded-wedge-shaped base and with a pointed apex; 2) triangular-broadly ovate with a rounded-wedge-shaped base and a pointed apex; 3) triangular-broadly ovate with a truncated base and a pointed apex; 4) triangular-broadly ovate with a truncated base and an elongated pointed apex. By the factor analysis the authors have identified the factors that explain 60% of the total variance of the «leaf shape» trait. The variables have large factor loads for the first factor (length and width of the leaf blade, length of the petiole, the distance from the tip of the leaf blade to the widest part) (42%) and smaller loads for the second one (leaf index) (18%). On the basis of these features, a discriminant analysis was carried out, the results of which indicate that the leaves of plants from the impact area differ from the rest. On the basis of the ratio of the general and consistent variability, morphological features were identified that are ecological indicators – the distance between the bases of the first-second and second-third lateral veins of the first order, the distance from the widest part to the base of the leaf blade, IF (shape index sheet). The high overall and low consistent variability of these characteristics is determined to a greater extent by the influence of environmental

factors. The analysis of changes patterns in the level of leaves morphological integration in the gradient of soils technogenic transformation showed that *Betula pendula* is characterized by a protective-stress developmental strategy.

Keywords: *Betula pendula* Roth; morphological characteristics of leaf; shape of leaf; diagnostic characters; morphological variability structure of leaf; ontogenetic strategy; background and technogenically disturbed territories.

Введение

Популяции растений обладают широким диапазоном защитных реакций, определяющих устойчивое развитие на фоне различных стресс-факторов [1, с. 3]. На изменение условий они реагируют за счет адаптивных реакций физиолого-биохимического, анатомического и морфологического характера [2, с. 273; 3, с. 94; 4, с. 54]. Механизмы адаптации растений к экологическим факторам изучают с применением различных методов. Наиболее быстрыми и информативными являются методики, основанные на изменении морфологических структур растительных организмов (морфометрические методы), такие как метод геометрической морфометрии, флуктуирующей асимметрии, оценка реакций растений на экологические воздействия по характеру изменения популяционно-генетических реакций растений на экоклин [5, с. 37–39; 6, с. 274; 7, с. 98; 8, с. 27; 9, с. 67]. Распространенным является анализ взаимосвязи показателей соотношения общей и согласованной изменчивости ряда морфологических структур биологического объекта, которые совместно определяют структуру морфологической изменчивости [6, с. 274; 10, с. 92; 11, с. 41]. Изучая направления изменения признаков растений на экоклин и характер изменения целостности морфологической структуры, можно выяснить степень влияния различных факторов окружающей среды на формирование морфологических структур растительных объектов.

Цель работы: изучение формы, структуры морфологической изменчивости и согласованности развития признаков листа *Betula pendula* Roth в условиях техногенной трансформации почв.

В качестве рабочей гипотезы обсуждается: техногенная трансформация среды приводит к изменению формы листьев *Betula pendula* Roth, увеличению изменчивости их морфологических признаков и снижению морфологической интеграции. Реакция данного вида на техногенный стресс не является специфичной.

Материалы и методика исследований

Объект исследования: береза повислая *Betula pendula* Roth, семейство березовые (Betulaceae S.F. Gray) [12, с. 158].

Сбор материала выполнен в июле 2016 г. в пяти фитоценозах Притагильской зоны Среднего Урала (60° в.д., 58° с.ш., таежная географическая зона, подзона южной тайги), расположенных на разном удалении от сети промышленных предприятий. Следствием техногенного преобразования ландшафтов исследуемых территорий является изменение физико-химических параметров почвы, связанных с ее загрязнением тяжелыми металлами. Характеристика исследуемых территорий представлена в таблице 1. В соответствии с интегральным показателем загрязнения (*Z*) исследованные участки отнесены к фоновой (Ф), буферной (Б-1 и Б-2) и импактной (И-1 и И-2) зонам загрязнения. Названия зон даны в соответствии с номенклатурой ЮНЕП [13]. Характеристика почв, растительных сообществ и почвенных микро-

биоценозов данных территорий подробно описаны в наших предыдущих исследованиях [14, с. 164–167; 15, с. 84–85]. Материал собран на опушках лесных сообществ с преобладанием березы. Фитоценозы участков Ф, Б-1 и Б-2 более зрелые по сравнению с И-1 и И-2, в которых еще не сформирован травяной покров.

Таблица 1 – Характеристика участков сбора биологического материала

Участок	Географическое положение	Z, отн. ед.
Фон (Ф)	57°57'50" с.ш., 60°15'11" в.д.	1,0
Буфер-1 (Б-1)	57°52'18" с.ш., 59°59'39" в.д.	3,33
Буфер-2 (Б-2)	57°58'13" с.ш., 59°58'35" в.д.	6,19
Импакт-1 (И-1)	57°54'14" с.ш., 59°54'41" в.д.	22,78
Импакт-2 (И-2)	57°58'12" с.ш., 59°57'21" в.д.	30,0

Листья отбирали в четвертой декаде июля после остановки роста, с учетом отсутствия признаков заболеваний и повреждений. Сбор листьев выполнен с деревьев, находящихся в средневозрастном онтогенетическом состоянии, в пределах нижней части кроны, на уровне поднятой руки, с веток максимально доступных, расположенных с четырех сторон света [16, с. 37–38]. Для анализа изменчивости морфологических признаков листа в каждом фитоценозе отбирали по 10 листьев с укороченных побегов с 10 деревьев *Betula pendula* Roth. Материал фиксировали методом гербаризации. Далее листья сканировали с адаксиальной стороны с помощью многофункционального устройства Samsung SCX-3400 при разрешении 1275 × 1755 пикселей. Измерение морфологических признаков листа выполняли в программе Bio.exe. Полученные числовые значения переводили из пикселей в миллиметры, делением на 6.

Измеряли 46 морфологических параметров:

1. Парные (19 признаков):

– длины первых пяти боковых жилок первого порядка с правой и левой стороны листовой пластинки – $\Pi_{1-5} (L-P)$;

– расстояние между концами первых пяти боковых жилок первого порядка с правой и левой стороны – $\Pi_{6-9} (L-P)$;

– расстояние между основаниями первых пяти боковых жилок первого порядка с правой и левой стороны – $\Pi_{10-13} (L-P)$;

– ширина половины листовой пластинки (слева и справа) – $\Pi_{18} (L-P)$. Измерения проводили в самой широкой части листовой пластинки. Учитывая, что листья имеют разные формы, измерение ширины в точке перегиба при складывании листа вдвое бессмысленно;

– углы между центральной и первыми пятью боковыми жилками первого порядка с правой и левой сторон – $\Pi_{19-23} (L-P)$.

2. Непарные (5 признаков):
– длина листовой пластинки (ДЛП) – П_14;
– ширина листовой пластинки (ШЛП) – П_15 – измеряли в ее самой широкой части;
– длина черешка (ДЧ) – П_16;
– расстояние от кончика листовой пластинки до ее самой широкой части – П_17;
– расстояние от самой широкой части листовой пластинки до ее основания рассчитывали как разность между длиной листовой пластинки и расстоянием от ее кончика до самой широкой части – П_24.

3. Аллометрические (3 признака):
– индекс формы (ИФ) – рассчитывали как отношение расстояния от верхушки листовой пластинки до самого широкого места листовой пластинки к расстоянию от самого широкого места листовой пластинки до основания – П_25;

– индекс листовой пластинки (ИЛП) – отношение длины листовой пластинки к ширине листовой пластинки – П_26;
– индекс листа (ИЛ) – отношение длины листовой пластинки к длине черешка – П_27.

Объем выборки составил 10 листьев × 10 деревьев × 5 участков = 500 листьев. Всего проведено 23 000 измерений (500 листьев × 46 признаков). Все промеры выполнены одним оператором.

Изменчивость морфологической целостности растений (онтогенетические стратегии) на экоклинне оценивали с помощью индекса морфологической интеграции R_m^2 [17, с. 98]. Под онтогенетическими стратегиями понимали закономерные, направленные преобразования показателей целостности морфологической структуры (средний коэффициент попарной детерминации всех признаков морфологической структуры) на градиенте ухудшений условий роста [18, с. 6].

Изменчивость морфологической целостности растений (онтогенетические стратегии) на экоклинне оценивали с помощью индекса морфологической интеграции R_m^2 [17, с. 98]. Под онтогенетическими стратегиями понимали закономерные, направленные преобразования показателей целостности морфологической структуры (средний коэффициент попарной детерминации всех признаков морфологической структуры) на градиенте ухудшений условий роста [18, с. 6].

Статистический анализ результатов

Для оценки изменчивости признаков был вычислен коэффициент вариации (C_v , %) и его ошибка (m). Проверка выборочных распределений на соответствие закону нормального распределения проведена с помощью W -критерия Шапиро-Уилка. Влияние техногенной трансформации среды на исследуемые морфологические параметры листа в случае соответствия выборочных распределений нормальной кри-

вой оценено однофакторным дисперсионным анализом (F -критерий), в случае отклонения – непараметрическим критерием Краскела-Уоллиса (H -критерий). Парные сравнения проведены параметрическим t -критерием Стьюдента. Взаимосвязь между исследуемыми признаками оценивали через коэффициент корреляции (r) и коэффициент детерминации (R^2). Выделение признаков, определяющих форму листа, выполнено факторным анализом. Для комплексного анализа морфометрических признаков листа использован дискриминантный анализ. Статистический анализ данных выполнен в ПСП Statistica v. 10.0 (StatSoft, Inc., 2012).

Результаты исследований

Влияние техногенной трансформации окружающей среды на морфологические показатели листа *Betula pendula*

Изучены морфологические признаки листовой пластинки *B. pendula*, произрастающей в градиенте техногенной трансформации окружающей среды, связанной с загрязнением почвы тяжелыми металлами. Проведена проверка выборочных распределений на соответствие нормальной кривой W -критерием Шапиро-Уилка. В выборках с исследованных участков от 4 до 26% признаков отклоняются от нормального распределения ($p < 0,05$). Учитывая это, в каждом конкретном случае применяли параметрические или непараметрические методы к анализу данных.

Особый интерес представляет анализ морфологических признаков, определяющих форму листа: индекс формы (ИФ), индекс листовой пластинки (ИЛП), индекс листа (ИЛ), длина листовой пластинки (ДЛП), ширина листовой пластинки (ШЛП), длина черешка (ДЧ), среднее значение углов отхождения первых жилок от центральной (Угол), расстояние от верхушки до самого широкого места листовой пластинки (РВШ) (табл. 2). Анализ этих признаков позволяет получить усредненные образы листьев *B. pendula* для фоновых выборок и растений с техногенно нарушенных территорий, а также судить об изменении формы листа в исследуемом градиенте.

Таблица 2 – Признаки, характеризующие форму листа *Betula pendula* ($M \pm m$)

Признак	Участки исследования				
	Ф	Б-1	Б-2	И-1	И-2
ИФ	2,22 ± 0,06	2,74 ± 0,07 (5,70)	2,92 ± 0,08 (7,22)	2,91 ± 0,08 (7,18)	3,38 ± 0,13 (7,92)
ИЛП	1,35 ± 0,01	1,17 ± 0,01 (10,93)	1,21 ± 0,01 (8,84)	1,22 ± 0,01 (7,63)	1,18 ± 0,01 (10,86)
ИЛ	2,90 ± 0,05	2,46 ± 0,05 (6,16)	2,76 ± 0,04 (2,06)	2,58 ± 0,06 (4,24)	2,81 ± 0,05 (1,26)
ДЛП, мм	49,59 ± 0,59	46,81 ± 0,67 (3,11)	40,51 ± 0,52 (11,58)	41,43 ± 0,70 (8,89)	60,87 ± 0,80 (11,35)
ШЛП, мм	36,92 ± 0,42	40,03 ± 0,55 (4,46)	33,72 ± 0,43 (5,33)	34,23 ± 0,59 (3,70)	51,79 ± 0,72 (17,79)
ДЧ, мм	17,58 ± 0,35	19,59 ± 0,41 (3,77)	14,99 ± 0,28 (5,87)	16,75 ± 0,43 (1,51)	22,30 ± 0,49 (7,82)
Угол, град.	45,16 ± 0,50	45,61 ± 0,63 (0,57)	56,26 ± 0,60 (14,20)	52,08 ± 0,51 (9,65)	55,59 ± 0,61 (13,23)
РВШ, мм	33,63 ± 0,50	33,90 ± 0,54 (0,37)	29,77 ± 0,46 (5,68)	30,60 ± 0,64 (3,74)	46,17 ± 0,83 (12,93)

Примечание. M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического; $n = 100$. В скобках – значение t -критерия Стьюдента – попарное сравнение признаков у растений с исследуемых территорий и с фонового участка (полу жирным выделены статистически значимые различия при $p < 0,05$ – $0,001$).

Анализ отношений длины к ширине листовой пластинки (ИЛП) и расстояния от верхушки до самого широкого места листовой пластинки к расстоянию от самого широкого места до ее основания (ИФ) позволяет представить некий общий образ листовой пластинки. Р.С. Рахмангуловым в зависимости от значений ИФ выделено три типа листовых пластинок: ИФ = 1 – овальная (ромбическая); ИФ > 1 – яйцевидная; ИФ < 1 – обратно-яйцевидная форма листовой пластинки. ИЛП – отношение длины листовой пластинки к ширине листовой пластинки, определяет ее вытянутость. Если ИЛП = 1 (или близок к 1) – листовая пластинка округлая, ИЛП < 1 – форма листовой пластинки удлиненная [19, с. 53].

Для *B. pendula* со всех исследуемых территорий ИФ > 1, следовательно, листовая пластинка яйцевидная. Однако значение ИФ у растений с фонового участка в 1,5 раза меньше, чем с И-2. Попарное сравнение значений ИФ листовой пластинки растений со всех исследуемых участков с фоновыми *t*-критерием Стьюдента во всех случаях показало статистическую значимость различий (табл. 2). В целом ИФ значимо увеличивается в градиенте техногенной трансформации среды, что подтверждено однофакторным дисперсионным анализом ($F = 23,12; df = 4; 494; p < 0,001$) (рис. 1). Следовательно, загрязнение почвы тяжелыми металлами приводит к смещению широкой части ЛП к ее основанию. У растений с участков Ф наибольшая ширина находится ближе к середине листа, у ЛП с остальных участков ближе к основанию. В исследуемом градиенте наблюдается переход ЛП от яйцевидной формы к треугольно-яйцевидной.

Яйцевидные листья, согласно А.Е. Васильеву с соавт. [20, с. 207], делятся на широко-, узкояйцевидные и собственно яйцевидные. Значение ИЛП на участке Ф близко к 1,5 и уменьшается в градиенте загрязнения почвы, приближается к 1. Это говорит о том, что форма листовой пластинки *B. pendula* с участка Ф близка к яйцевидной, а на остальных участках – широкояйцевидная. Отличие выборок с загрязненных участков по исследуемому показателю от фоновой во всех случаях статистически значимо (табл. 2). Интересно, что при сравнении выборок с загрязненных участков (Б-2 – И-2) с Б-1 показано отсутствие статистически значимых различий. Например, Б-1 и И-2 – $t = 0,94, p > 0,05$. При $Z = 3,33$ отн. ед. и возрастании ее до 30,0 отн. ед. ИЛП уже значимо не изменяется. В целом влияние техногенной трансформации почвы на ИЛП статистически значимо ($F = 38,38; df = 4; 494; p < 0,001$). Следовательно, на участке фоновой зоны листья более вытянутые, чем на загрязненных территориях. Уменьшение ИЛП с ростом загрязнения свидетельствует о том, что листовая пластинка округляется. Происходит переход формы листовой пластинки от яйцевидной (Ф) к широкояйцевидной (Б-1 – И-2).

Об удлинённости верхушки судили по расстоянию от нее до широкой части листовой пластинки. В нашем случае самое большое значение данного признака характерно для листьев с участка И-2. Показатель статистически значимо отличается от фонового (табл. 2) и от значений данного признака у растений с остальных участков (t (И-2 – Б-1) = 12,36; t (И-2 – Б-2) = 17,18; t (И-2 – И-1) = 14,80; $n = 198; p < 0,001$). Следовательно, у листьев с этого участка происходит

удлинение верхушки листовой пластинки. Отметим, что не установлено статистически значимых различий по данному признаку между растениями с фонового и слабо загрязненного участка буферной зоны (табл. 2). Учитывая вышесказанное и опираясь на схему основных форм верхушки листовой пластинки [21, с. 41], можно заключить, что ЛП *B. pendula* на всех участках имеет заостренную верхушку, а на И-2 – удлинённо-заостренную.

О форме основания ЛП, с нашей точки зрения, можно судить по углу отхождения жилок первого порядка от центральной. Среднее значение углов отхождения первых жилок от центральной у растений с участков Ф и Б-1 меньше, чем с остальных участков (табл. 2). Различия между данным показателем у *B. pendula* с этих территорий статистически незначимы, что свидетельствует о сходстве формы оснований ЛП. Форма основания ЛП у растений с остальных территорий значимо отличается от этих участков. Меньшие значения угла свидетельствуют о большей вытянутости основания ЛП. Таким образом, опираясь на схему «Важнейшие формы основания листовой пластинки» [21, с. 40] и результаты наших исследований, можно охарактеризовать основание ЛП у растений с участков Ф и Б-1 как округло-клиновидное, на участках Б-2 – И-2 – усеченное.

Изменяется индекс листа (ИЛ) – отношение длины листовой пластинки к длине черешка. Установлена тесная корреляционная взаимосвязь между длиной листовой пластинки и длиной черешка ($r = 0,54-0,74; n = 100; p < 0,01-0,001$) и длиной и шириной листовой пластинки ($r = 0,73-0,83; n = 100; p < 0,001$) у растений со всех исследуемых участков. Слабая токсическая (Б-1) нагрузка стимулирует рост черешка (рис. 2: а). В условиях максимального загрязнения все исследуемые параметры увеличиваются по сравнению с фоновым и остальными участками. На буферных (Б-1 и Б-2) и слабо загрязненном участке импактной зоны (И-1) длина и ширина листовой пластинки значимо меньше, чем на фоновом (табл. 2, рис. 2: б).

Таким образом, в исследуемом градиенте техногенной трансформации среды, связанной с загрязнением почвы тяжелыми металлами, происходит изменение размеров в сторону их увеличения на максимально загрязненном участке и формы листовой пластинки *B. pendula*: она округляется, верхушка вытягивается, основание выпрямляется. Основываясь на обобщенной схеме листьев [20, с. 207], основных формах простых цельных листьев [21, с. 27] и результатах нашего исследования, при изучении изменчивости форм листовых пластинок *B. pendula* в исследуемом градиенте загрязнения почвы нами выделено четыре типа форм:

- яйцевидная с округленно-клиновидным основанием и с заостренной верхушкой (Ф);
- треугольно-широкояйцевидная с округленно-клиновидным основанием и с заостренной верхушкой (Б-1);
- треугольно-широкояйцевидная с усеченным основанием и с заостренной верхушкой (Б-2 и И-1);
- треугольно-широкояйцевидная с усеченным основанием и с удлинённо-заостренной верхушкой (И-2).

Визуальное представление о выделенных формах дает рисунок 3.

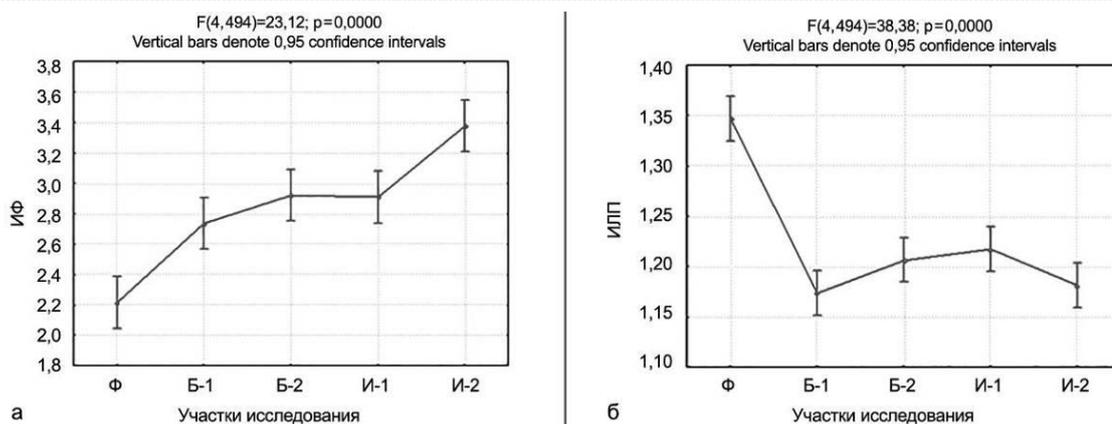


Рисунок 1 – Изменение ИФ и ИЛП в градиенте техногенной трансформации окружающей среды

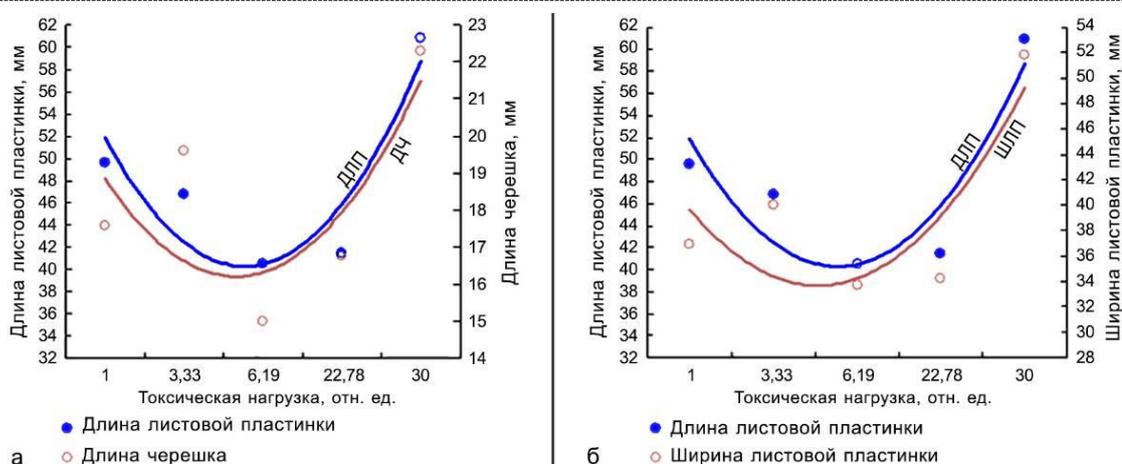


Рисунок 2 – Изменение ДЛП, ШЛП, длины черешка (ДЧ) в градиенте токсической нагрузки

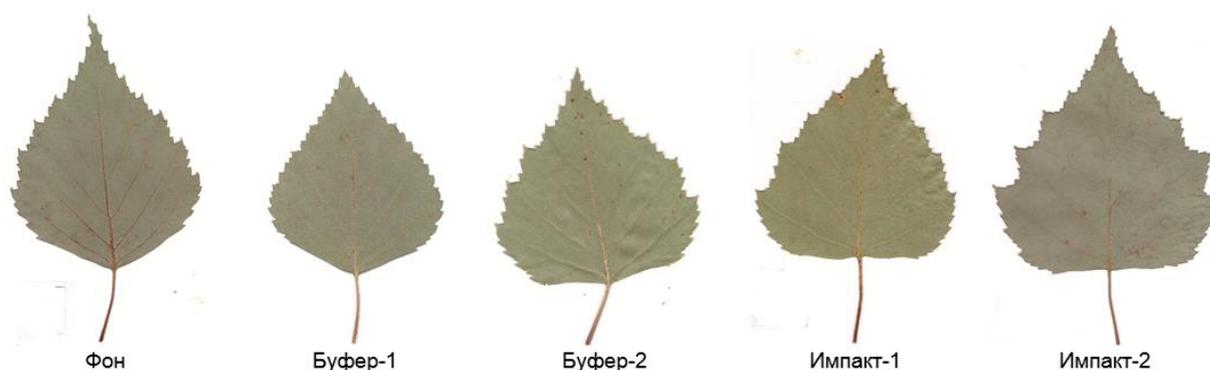


Рисунок 3 – Усредненный образ листовой пластинки *B. pendula* в градиенте техногенной трансформации окружающей среды

Важное значение имеет определение показателей, которые вносят наибольший вклад в изменчивость формы листа. Выделение группы диагностических показателей выполнено факторным анализом (методы: главных компонент и факторов максимальной вероятности; вращение (поворот): варимаксимальное нормализованное). Суммарная информативность трех факторов, выделенных методом главных компонент – 85%, т.е. выделенные факторы объясняют 85% суммарной дисперсии признака «форма листа». Фактор 1 объясняет 44% дисперсии, фактор 2 – 21%, фактор 3 – 20%. Так, положительный полюс первого

фактора определяется ДЛП, ШЛП, ДЧ, РВШ. Второй фактор определяется положительной факторной нагрузкой ИФ, Угол, третий – положительной факторной нагрузкой ИЛП, ИЛ (рис. 4). Извлечение признаков методом факторов максимальной вероятности выделило 2 фактора, которые определяют 60% суммарной дисперсии исследуемого признака: Фактор 1 – положительные факторные нагрузки приходятся на ДЛП, ШЛП, ДЧ, РВШ; фактор 2 – на ИЛ (рис. 4). Таким образом, переменные имеют большие факторные нагрузки для первого (ДЛП, ШЛП, ДЧ, РВШ) фактора (42%) и меньшие (18%) для второго (ИЛ).

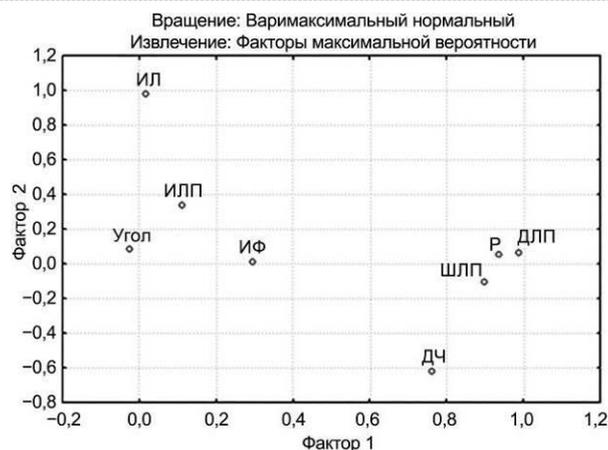


Рисунок 4 – Результаты факторного анализа диагностических признаков, определяющих форму листа

На основании комплекса пяти признаков, определяющих форму листа, проведен дискриминантный анализ (рис. 5). Различия по форме листьев у растений из фоновой, буферной и импактной зон высоко статистически значимы по дискриминантным функциям ($F(10; 584) = 50,16; p < 0,001$). Точность разделения листьев *B. pendula* по зонам загрязнения составляет 79,3%. Самая высокая точность выделения листьев участка И-2 (82,0%). В выделении листьев с участков Ф и Б-1 наблюдается большее число ошибок. Точность выделения листьев фонового участка – 76,78%, Б-1 – 79,0%. Листья *B. pendula* группируются в три «облака» по принадлежности к зонам техногенной трансформации почвы, но четкая граница между зонами отсутствует. Близко располагаются облака фоновой (Ф) и буферной зон (Б-1). Квадрат расстояния Махаланобиса (MSD) равен 3,0 отн. ед. Листья *B. pendula*, произрастающей в импактной зоне на максимально загрязненной территории (И-2) отличаются от растений из остальных зон загрязнения. MSD дистанция Ф – И-2 равна 8,0 отн. ед., Б-1 – И-2 – 5,6 отн. ед.

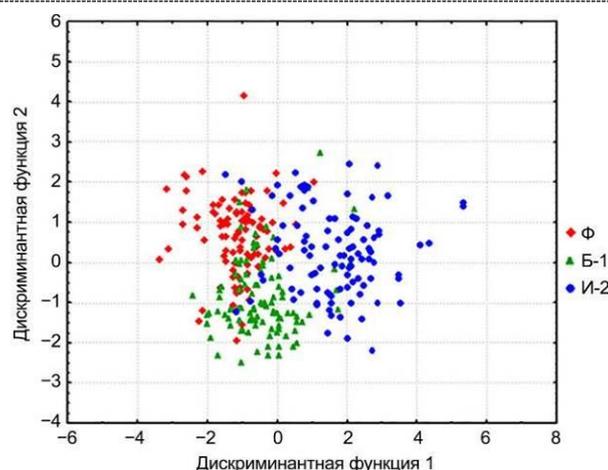


Рисунок 5 – Листья *B. pendula* из фоновой, буферной и импактной зон в плоскости дискриминантных функций

Структура морфологической изменчивости листа *Betula pendula*

Для анализа структуры морфологической изменчивости признаков Н.С. Ростова [6, с. 274] предлагает оценивать соотношение общей (коэффициент ва-

риации признака – C_v , %) и согласованной (усредненный по признаку квадрат коэффициента корреляции – R_{ch}^2) изменчивости [22, с. 107]. По индикаторной роли в формировании морфологической структуры листа для *B. pendula* изучаемые признаки распределены в четыре группы (рис. 6).

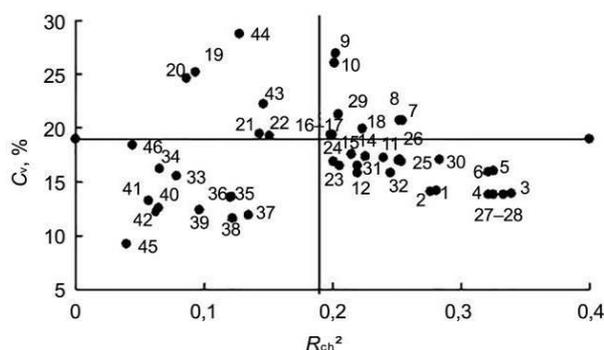


Рисунок 6 – Структура изменчивости морфологических признаков листа *Betula pendula* Roth (усреднено для всех фитоценозов).

Признаки (см. выше): 1 – П_1 (Л); 2 – П_1 (Р); 3 – П_2 (Л); 4 – П_2 (Р); 5 – П_3 (Л); 6 – П_3 (Р); 7 – П_4 (Л); 8 – П_4 (Р); 9 – П_5 (Л); 10 – П_5 (Р); 11 – П_6 (Л); 12 – П_6 (Р); 13 – П_7 (Л); 14 – П_7 (Р); 15 – П_8 (Л); 16 – П_8 (Р); 17 – П_9 (Л); 18 – П_9 (Р); 19 – П_10 (Л); 20 – П_10 (Р); 21 – П_11 (Л); 22 – П_11 (Р); 23 – П_12 (Л); 24 – П_12 (Р); 25 – П_13 (Л); 26 – П_13 (Р); 27 – П_14; 28 – П_15; 29 – П_16; 30 – П_17; 31 – П_18 (Л); 32 – П_18 (Р); 33 – П_19 (Л); 34 – П_19 (Р); 35 – П_20 (Л); 36 – П_20 (Р); 37 – П_21 (Л); 38 – П_21 (Р); 39 – П_22 (Л); 40 – П_22 (Р); 41 – П_23 (Л); 42 – П_23 (Р); 43 – П_24; 44 – П_25; 45 – П_26; 46 – П_27

К группе эколого-биологических индикаторов адаптивной изменчивости отнесены длина четвертой и пятой боковых жилок первого порядка (слева и справа), расстояние между концами четвертой и пятой боковых жилок первого порядка (слева и справа), длина черешка. Это сильно детерминированные признаки с высоким уровнем варьирования. Эти признаки отражают согласованную изменчивость морфологической структуры листа в неоднородной среде.

Биологические индикаторы – длина первой-третьей боковых жилок первого порядка (слева и справа), расстояние между концами первой и второй боковых жилок первого порядка (слева и справа), расстояние между концами второй и третьей боковых жилок первого порядка (слева и справа), расстояние между основаниями третьей-четвертой и четвертой-пятой боковых жилок первого порядка (слева и справа), длина листовой и ширина листовой пластинки, расстояние от кончика листовой пластинки до самого широкого места, ширина половинки листа (слева и справа). Для этих признаков характерна высокая согласованная изменчивость при низкой общей изменчивости. Данные признаки являются «ключевыми». Их изменение определяет общее состояние системы.

К генотипическим (таксономическим) индикаторам отнесены угол между главной жилкой и основанием первой-пятой боковых жилок первого порядка (слева и справа), ИЛП (индекс листовой пластинки), ИЛ (индекс листа). Для этих признаков характерна низкая общая и согласованная изменчивость. Это свидетельствует об автономности и слабой зависимости их развития от условий окружающей среды.

Экологические индикаторы – расстояние между основаниями первой-второй и второй-третьей боковых жилок первого порядка (слева и справа), расстояние от самой широкой части до основания листовой пластинки, ИФ (индекс формы листа). Высокая общая и низкая согласованная изменчивость этих признаков определяется в большей степени влиянием факторов окружающей среды.

Онтогенетические стратегии

Отражением изменений целостности морфологической структуры растительного объекта и приспособлений растений к факторам окружающей среды являются онтогенетические стратегии. Если с нарастанием стресса координированность развития растений повышается, то говорят о защитной стратегии. Защитная компонента включает изменения морфологической структуры адаптивного характера, направленные на сохранение целостности организма при усилении негативного воздействия факторов окружающей среды. Дезинтеграция морфологической структуры особей, проявляющаяся в снижении координированности, свидетельствует о проявлении стрессовой стратегии [23, с. 49].

Для оценки онтогенетических стратегий находили число достоверно реализованных коррелятивных связей (для уровня достоверности 99,95%), а также их долю от общего количества парных связей. В корреляционный анализ вовлекали параметры, имеющие нормальное распределение. Соответствие нормальному распределению определяли через сопоставление коэффициентов асимметрии и эксцесса.

Изучение закономерностей изменения уровня морфологической интеграции листьев в градиенте техногенной трансформации почв показало, что для *B. pendula* характерна защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия (рис. 7). В градиенте токсической нагрузки при ухудшении условий роста растений у *B. pendula* вначале происходит усиление адаптивного потенциала, направленного на укрепление целостности структуры, что выражается в увеличении индекса R_m^2 от 0,14 до 0,24 – проявляется защитная компонента. Дальнейшее усиление стресса приводит к исчерпанию адаптивного потенциала и разбалансировке координированности развития на морфологическом уровне. Следствием чего является снижение R_m^2 от 0,24 до 0,20. В этом проявляется стрессовая компонента онтогенетической стратегии.

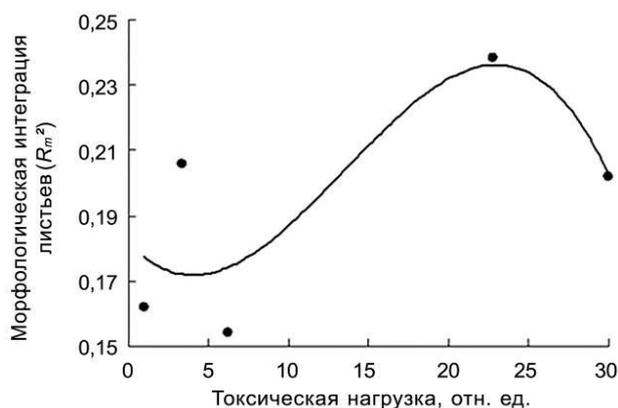


Рисунок 7 – Тренд онтогенетической стратегии *Betula pendula* Roth в градиенте техногенной трансформации среды

Таким образом, разнообразие форм вариабельности признаков является отражением индивидуально-физиологического аппарата растений, что позволяет поддерживать вид в оптимальном состоянии для данных эколого-ценотических условий. Универсальной для растений является стратегия защиты, благодаря которой компенсируется неблагоприятное воздействие факторов окружающей среды и происходит адаптация в условиях стресса.

Обсуждение результатов

В ходе исследования установлено, что техногенная трансформация окружающей среды, связанная с загрязнением почвы тяжелыми металлами приводит к изменению морфологических параметров листа *B. pendula*, связанных с его формой. В исследуемом градиенте наблюдается переход ЛП от яйцевидной формы (Ф) к широкояйцевидной (Б-1 – И-2). У листьев с участка И-2 происходит удлинение верхушки листовой пластинки. Основание ЛП у растений с участков Ф и Б-1 округленно-клиновидное, на участках Б-2 – И-2 – усеченное. Все это говорит о том, что загрязнение почв тяжелыми металлами приводит к изменению формы листовой пластинки: она округляется, основание выпрямляется, верхушка вытягивается.

В исследуемом градиенте техногенной трансформации среды выделено четыре типа форм листовых пластинок *B. pendula*: 1) яйцевидная с округленно-клиновидным основанием и с заостренной верхушкой (Ф); 2) треугольно-широкояйцевидная с округленно-клиновидным основанием и с заостренной верхушкой (Б-1); 3) треугольно-широкояйцевидная с усеченным основанием и с заостренной верхушкой (Б-2 и И-1); 4) треугольно-широкояйцевидная с усеченным основанием и с удлинено заостренной верхушкой (И-2). Ранее в работах, связанных с изучением формы листовых пластинок у *B. pendula*, произрастающей в условиях антропогенной нагрузки, связанной с почвенным загрязнением автотранспортом отмечалось, что для данного вида характерна ромбическая форма с удлиненной верхушкой [18, с. 13] и удлиненно-ромбическая форма листа [24, с. 48–56]. В условиях урбанизированной среды г. Кирова листовые пластинки *Betula pendula* имеют ромбовидно-удлиненную форму, в отличие от треугольно-ромбически-яйцевидной из фоновых условий [25, с. 9].

Размеры листовых пластинок *B. pendula* в условиях среднего уровня загрязнения меньше, чем на фоновом и максимально загрязненном участках. Самые крупные листья характерны для *B. pendula* на И-2. Аналогичные результаты, свидетельствующие об увеличении размеров листовой пластинки *Betula pendula* в урбанизированных условиях г. Кирова, показаны Л.С. Савинцевой [25, с. 9]. Средняя длина листовой пластинки в городских условиях составила 60,73 мм, тот же показатель в фоновых условиях составил 50,7. Средняя ширина листовой пластинки в городе – 36,54 мм также превышает эту величину в фоновых условиях 33,7 мм.

В ходе факторного анализа выделены факторы, объясняющие 60% суммарной дисперсии признака «форма листа». Переменные имеют большие факторные нагрузки (42%) для первого (ДЛП, ШЛП, ДЧ, РВШ) фактора (42%) и меньшие (18%) для второго (ИЛ). На основании этих признаков проведен дискриминантный анализ, результаты которого свидетельствуют об отличии листьев у растений с импактной территории от остальных.

Распределение исследуемых морфологических признаков листа *Betula pendula* по индикаторным группам во многом согласуется с ранее полученными Р.С. Рахмангуловым результатами исследования данного вида [11, с. 42–43; 18, с. 7–8].

Для *B. pendula*, произрастающей в градиенте техногенной трансформации почвы, выявлен защитно-стрессовый тип онтогенетической стратегии. Аналогичные результаты для *B. pendula*, произрастающей в градиенте автотранспортной нагрузки, были получены Р.С. Рахмангуловым [26, с. 25; 18, с. 9–11] и в высотном градиенте [18, с. 10]. Все вышесказанное позволяет предположить, что реакция *B. pendula* на действие любого стрессового фактора неспецифична. Это подтверждает определение «стратегия вида», данное А.Р. Ишбирдиным с соавт. [10, с. 85], под которой они понимают комплексы адаптаций, возникающие в результате естественного отбора и отражающие общее приспособление вида к факторам окружающей среды.

Противоположная стрессово-защитная онтогенетическая стратегия показана для *Betula pubescens*, произрастающей в высотных градиентах г. Большой Иремель и г. Большой Шелом [18, с. 10]. Последнее свидетельствует о видоспецифичной реакции представителей рода *Betula* L., в частности *B. pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. на стрессовые факторы.

Выводы

1. Загрязнение почв тяжелыми металлами приводит к изменению формы листовой пластинки: она округляется, основание выпрямляется, верхушка вытягивается. Факторы, объясняющие 60% суммарной дисперсии признака «форма листа» – длина и ширина листовой пластинки, длина черешка, расстояние от верхушки до широкой части листовой пластинки, индекс листа.

2. В исследуемом градиенте выявлено четыре типа форм листовых пластинок *B. pendula*: 1) яйцевидная с округленно-клиновидным основанием и с заостренной верхушкой (Ф); 2) треугольно-широкояйцевидная с округленно-клиновидным основанием и с заостренной верхушкой (Б-1); 3) треугольно-широкояйцевидная с усеченным основанием и с заостренной верхушкой (Б-2 и И-1); 4) треугольно-широкояйцевидная с усеченным основанием и с удлинненно-заостренной верхушкой (И-2).

3. К группе эколого-биологических индикаторов адаптивной изменчивости отнесены длина четвертой и пятой боковых жилок первого порядка, расстояние между концами четвертой и пятой боковых жилок первого порядка, длина черешка. Экологические индикаторы – расстояние между основаниями первой-второй и второй-третьей боковых жилок первого порядка, расстояние от самой широкой части до основания листовой пластинки, индекс формы листа.

4. Для *Betula pendula* характерна защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия, в основе которой лежат закономерности изменения уровня морфологической интеграции листьев в градиенте техногенной трансформации почв. Тип данной стратегии не является специфичным и аналогичен для *B. pendula*, произрастающей в условиях автотранспортной нагрузки и высотного градиента.

Благодарности

Авторы благодарны проф. ФГБОУ ВО «Башкирский государственный университет» А.Р. Ишбирдину за методическую помощь и ценные замечания к работе.

Список литературы:

1. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.
2. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора) М., Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1946. 396 с.
3. Пианка Э. Эволюционная экология / пер. с англ. А.М. Гилярова, В.Ф. Матвеева; под ред. и с предисл. С.М. Гилярова. М.: Мир, 1987. 400 с.
4. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Введение в современную науку о растительности. М.: ГЕОС, 2017. 278 с.
5. Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 68 с.
6. Ростова Н.С., Дондуа А.К. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 308 с.
7. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: мат-лы докл. VII всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113–120.
8. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений. Современное состояние, точки роста: монография. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
9. Жукова О.В. Изменчивость признаков листовой пластинки некоторых микровидов манжетки *Alchemilla* L. (Rosaceae) в природных ценопопуляциях и в искусственных условиях произрастания на территории Республики Марий Эл // Самарский научный вестник. 2020. Т. 9, № 4. С. 66–71. DOI: 10.17816/snvt202094110.
10. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вест. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1 (9). С. 85–98.
11. Рахмангулов Р.С. Структура изменчивости морфологических признаков *Betula pubescens* Ehrh. на высотном градиенте Южного Урала // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2016. № 10 (93), ч. 1. С. 41–43.
12. Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П.Л. Горчаковский и др. М.: Наука, 1994. 525 с.
13. Global Environmental Monitoring System (GEMS) SCOPE Report 3. Canada, 1973. 74 p.
14. Жуйкова Т.В., Мелинг Э.В., Кайгородова С.Ю., Безель В.С., Гордеева В.А. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале // Экология. 2015. № 3. С. 163–172.
15. Ившина И.Б., Костина Л.В., Каменских Т.Н., Жуйкова В.А., Жуйкова Т.В., Безель В.С. Почвенный микробиоценоз как показатель стабильности луговых сообществ при химическом загрязнении среды тяжелыми металлами // Экология. 2014. № 2. С. 83–90.
16. Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 68 с.
17. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Ученые записки НТГСПА: мат-лы VI всерос. популяц. семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии». Нижний Тагил, 2004. С. 80–85.
18. Рахмангулов Р.С. Морфологическая структура и изменчивость листьев березы (*Betula* L.) на высотном градиенте (Южный Урал) и в условиях антропогенной нагрузки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2017. 18 с.

19. 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, 2017. 153 с.

20. Ботаника: Морфология и анатомия растений: учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец. / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. М.: Просвещение, 1988. 480 с.

21. Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: лист / под общ. ред. чл.-корр. АН СССР П.А. Баранова. М.-Л.: АН СССР, 1959. 303 с.

22. Ишмурадова М.М. Родиола ирмельская на Южном Урале / отв. ред. А.Р. Ишбирдин. М.: Наука, 2006. 252 с.

23. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: учеб.-метод. пособие. Казань: Изд-во Казанского Университета, 1989. 147 с.

24. Хикматуллина Г.Р. Сравнение морфологических признаков листа *Betula pendula* в условиях урбаноосреды // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 2. С. 48–56.

25. Савинцева Л.С. Экологический анализ адаптивных механизмов растений в урбанизированной среде: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2015. 24 с.

26. Рахмангулов Р.С. Влияние антропогенной нагрузки на адаптацию *B. pendula* Roth // Аграрная Россия. 2016. № 8. С. 24–26.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p>Жуйкова Татьяна Валерьевна, доктор биологических наук, доцент, декан факультета естествознания, математики и информатики; Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) Российского государственного профессионально-педагогического университета (г. Нижний Тагил, Свердловская область, Российская Федерация). E-mail: hbfnt@rambler.ru.</p> <p>Попова Анастасия Сергеевна, младший научный сотрудник экологической лаборатории; Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) Российского государственного профессионально-педагогического университета (г. Нижний Тагил, Свердловская область, Российская Федерация). E-mail: stassy.popova@yandex.ru.</p> <p>Мелинг Элеонора Васильевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник экологической лаборатории; Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) Российского государственного профессионально-педагогического университета (г. Нижний Тагил, Свердловская область, Российская Федерация). E-mail: meling-e@mail.ru.</p>	<p>Zhuikova Tatyana Valerievna, doctor of biological sciences, associate professor, dean of Natural Sciences, Mathematics and Computer Science Faculty; Nizhny Tagil State Social and Pedagogical Institute (branch) of Russian State Vocational Pedagogical University (Nizhny Tagil, Sverdlovsk Region, Russian Federation). E-mail: hbfnt@rambler.ru.</p> <p>Popova Anastasia Sergeevna, junior researcher of Ecological Laboratory; Nizhny Tagil State Social and Pedagogical Institute (branch) of Russian State Vocational Pedagogical University (Nizhny Tagil, Sverdlovsk Region, Russian Federation). E-mail: stassy.popova@yandex.ru.</p> <p>Meling Eleonora Vasilevna, candidate of biological sciences, senior researcher of Ecological Laboratory; Nizhny Tagil State Social and Pedagogical Institute (branch) of Russian State Vocational Pedagogical University (Nizhny Tagil, Sverdlovsk Region, Russian Federation). E-mail: meling-e@mail.ru.</p>

Для цитирования:

Жуйкова Т.В., Попова А.С., Мелинг Э.В. Морфологическая изменчивость листьев *Betula pendula* Roth в условиях техногенной трансформации окружающей среды // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 1. С. 65–73. DOI: 10.17816/snv2021101109.