

АДАПТИВНЫЙ МОРФОГЕНЕЗ ЛИСТЬЕВ *BETULA PUBESCENS* EHRR. НА ВЫСОТНОМ ГРАДИЕНТЕ (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

© Р. С. Рахмангулов, А. Р. Ишбирдин*

Башкирский государственный университет
Россия, Республика Башкортостан, 450076 г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32.

*Email: ishbirdin@mail.ru

Произведено исследование механизмов адаптации листьев *Betula pubescens* Ehrh. на высотном градиенте горы Большой Шелом (Южный Урал) на морфологическом уровне по показателям флуктуирующей асимметрии (ФА) и морфологической интеграции структуры листа (r_{2m}). Так же с помощью метода геометрической морфометрии был построен усредненный образ листьев в этих группах. Произведен анализ форм листовых пластинок по индексу листовой пластинки (ИЛП) и индексу формы листа (ИФ). Исследование связей (корреляционный анализ) между показателями ФА и r_{2m} выявило наличие статистически не значимой отрицательной связи между ними. Выявлены статистически значимые различия перехода показателей форм листовых пластинок трех групп деревьев. Однофакторный дисперсионный анализ также показал значимое влияние фактора высоты между группами внутри генеральной совокупности.

Ключевые слова: *Betula pubescens*, флуктуирующая асимметрия, морфологическая интеграция, морфогенетическая адаптация.

Введение

Лист – структурно-функциональная единица растительного организма. Изменения анатомо-морфологической структуры листа являются результатом приспособления к действиям различных факторов окружающей среды, что приводит к морфологическому разнообразию листьев, как результату случайных изменений его пошагового развития. Изменчивость листа укладывается в морфогенетическую норму реакции [1, 11]. Так, для листьев *Betula pendula* и *B. pubescens* изменение формы и структурной сложности листа является одним из возможных механизмов акклиматизации листьев к сезонным флуктуациям погоды [4].

Исследование механизмов адаптации листьев растений на морфологическом уровне, как правило, осуществляется по показателям флуктуирующей асимметрии (ФА) и морфологической интеграции структуры листа (r_{2m}).

Флуктуирующая асимметрия является одним из распространенных методов оценки качества окружающей среды [5–9] по изменению стабильности развития листьев, таких растений как береза повислая (*Betula pendula* Roth.), береза пушистая (*B. pubescens* Ehrh.), тополь бальзамический (*Populus balsamifera* L.), ива белая (*Salix alba* L.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), сирень венгерская (*Syringa josikaea* J.) и мн.др. [8, 9, 20, 22]. В большинстве работ, посвященных изучению ФА, как показателя качества среды, отмечается увеличение показателей ФА при ухудшении условий среды. [4, 5, 7, 21].

Флуктуирующая асимметрия обычно рассматривается как показатель дестабилизации, разрушения адаптивного потенциала, тогда как морфологическая интеграция (МИ) – как показатель увеличения уровня адаптации растительного организма [10, 19].

Ранее было показано, что эти два показателя имеют отрицательную корреляционную связь [17, 18]. Так, установлена статистически значимая отрицательная связь между показателями ФА и МИ для *Betula pubescens* на высотном градиенте г. Большой Ирмель в целом для комплекса анализируемых признаков [17]. Для *B. litwinowii* на высотном градиенте горы Малая Хатипара статистически значимые отрицательные корреляции между ФА и МИ выявлены для отдельных признаков: «длина второй от основания боковой жилки листа» и «расстояние между основаниями первой и второй жилок» [17].

Установлено, что для природных популяций *B. pubescens* и *B. litwinowii* на краю экологического ареала

(высотный предел распространения) происходит снижение показателя ФА листьев, что можно рассматривать как проявление адаптивного морфогагенеза листьев в экстремальных условиях.

В настоящей работе осуществлена попытка проверки выдвинутых ранее гипотез и оценки результатов адаптации листьев березы на уровне формы листьев.

Материалы и методы

Сбор материала проводился на высотном градиенте г. Большой Шелом (1427 м над ур. м., хр. Зигальга, Южный Урал) на высотах от 632 м над ур. м. до 1153 м над ур. м. В анализ было вовлечено по 50 листьев с 35 деревьев генеративного состояния.

Флуктуирующую асимметрию листьев определяли по общепринятой методике [7], в качестве флуктуирующих признаков билатеральной структуры листа рассматривали 19 парных признаков: ширина листа, длина жилок (всего 5), расстояние между основаниями жилок, расстояние между концами жилок, угол отхождения жилок от центральной жилки.

Целостность морфологической структуры листа определяли, как усредненный показатель попарных коэффициентов детерминации признаков морфологической структуры листа – r_{2m}^2 [19].

Группировка выборок проводилась на основе показателей индекса виталитета ценопопуляций (IVC) [10] (рис. 2). Определены три группы с усредненной высотой над уровнем моря:

1. 710 м над ур. м. (632–788 м над ур. м.);
2. 940 м над ур. м. (837–1009 м над ур. м.);
3. 1127 м над ур. м. (1083–1153 м над ур. м.).

Показатели виталитета листьев статистически значимо отличались между 1 и 2, 1 и 3 группами.

С помощью метода геометрической морфометрии [2, 5, 15, 16] был построен усредненный образ листьев в этих группах. Выборка листьев из групп деревьев для получения усредненного образа формы листовой пластинки проводилась с помощью случайной выборки 50 листьев. Усреднение образов листьев (получение консенсусного изображения методом тонких пластин) по группам проводилось с помощью программы TPS [14].

Анализ форм листовых пластинок проводили по индексу листовой пластинки (ИЛП) и индексу формы листа (ИФ). Под ИЛП понимали отношение длины листовой пластинки (AC) к его ширине (DE):

$$\text{ИЛП} = \text{AC/DE}$$

Индекс формы определяли отношением расстояния от кончика листовой пластинки до самого широкого

места (АВ) к расстоянию от самого широкого места до основания листовой пластинки (ВС):

$$\text{ИФ} = \text{АВ}/\text{ВС}$$

Результаты и обсуждение

При оценке показателей ФА листьев выявлено, что все деревья формировались в условиях критического состояния среды (V класс, показатели ФА от 0.054 до 0.055). Отмечена тенденция возрастания показателя ФА с увеличением высоты над уровнем моря с дальнейшим не значимым снижением показателя на верхнем пределе распространения березы (рис. 1).

Исследование связей (корреляционный анализ) между показателями ФА и r^2_m выявило наличие статистически не значимой отрицательной связи между ними.

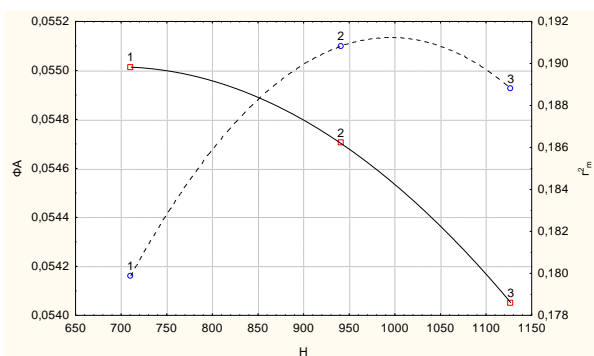


Рис. 1. Тренды показателей флукутирующей асимметрии и морфологической интеграции листьев *V. pubescens* на высотном градиенте г. Большой Шелом. Примечание: по оси абсцисс – высоты над ур. м., м; по левой оси ординат – показатели флукутирующей асимметрии, сплошная линия; по правой оси ординат – морфологическая интеграция (коэффициент детерминации признаков, r^2_m), пунктирная линия.

При исследовании изменчивости форм листьев *V. pubescens* на высотном градиенте выявлены три типа форм листовых пластинок для трех групп деревьев. Для первой группы деревьев (710 м. над ур.м.) характерна близкая к ромбовидной форма листа, для третьей группы характерен лист с широкояйцевидной формой листовой пластинки, для второй группы отмечена переходная форма (рис. 2).

Выявлены статистически значимые различия перехода показателей форм листовых пластинок трех групп деревьев. Так, по ИЛП статистически значимым был переход 1 группы листьев ко 2 группе (t -критерий Стьюдента – 11.47, с вероятностью ошибочной оценки $p = 0.001$). Также статистически значимые различия характерны при переходе между 2 и 3, 1 и 3 группами деревьев ($t = 3.97$ и $t = 6.13$, соответственно).

По ИФ, как показателю степени ромбовидности-яйцевидности листа, на пределах высотного градиента также отмечены статистически значимые различия перехода формы листа от ромбовидной (1 группа) к широко-яйцевидной форме (3 группа) ($t = 10.85$, при $p = 0.001$). Также статистически значимы различия ИФ между 1 и 2 группой деревьев ($t = 6.36$) и между 1 и 3 группой ($t = 5.24$).

Различия перехода определяющих форму листовой пластинки средних значений углов отхождения первых жилок с правой и левой сторон от основания статистически значимы для всех групп. Между 1 и 2 группой $t = 2.15$, при $p = 0.05$, между 2 и 3, а также 1 и 3 группами различия также значимы ($t = 8.88$, ошибочная оценка $p = 0.001$; $t = 5.95$, при $p = 0.001$, соответственно).

Однофакторный дисперсионный анализ также показал значимое влияние фактора высоты между группами внутри генеральной совокупности: критерий F для ИЛП составил 63.82; для ИФ $F = 45.26$; для среднего значения углов отхождения первых жилок от центральной жилки $F = 42.63$ (критическое значение 3.00).

Таким образом, отмечен феномен формирования дискретных форм листьев березы пушистой на высотном градиенте горы Шелом (Южный Урал), при том, что показатели флукутирующей асимметрии и морфологической интеграции на этом градиенте изменялись в направлении ослабления морфологической целостности структуры листьев. Вероятно, что здесь мы имеем дело с морфогенетической адаптацией листьев березы, приводящих к формированию мало устойчивых форм через усиление дезинтеграционных явлений в формировании структуры листа. В целом, на высотном градиенте наблюдается переход от форм близких к ромбовидным к широко-яйцевидным листовым пластинкам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист / Ал. Л. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 304 с.

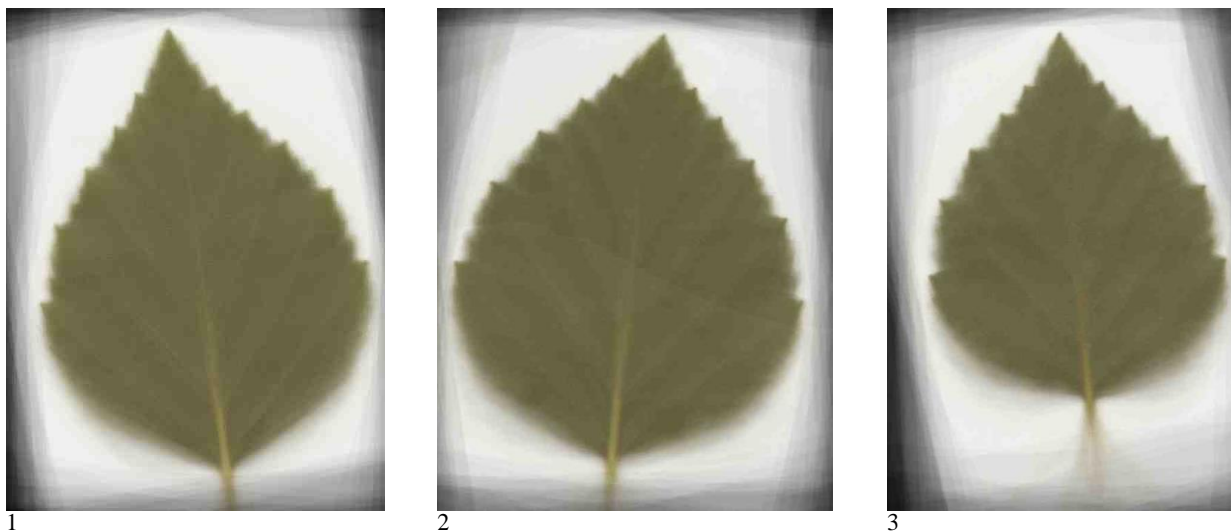


Рис. 2. Изменчивость формы листовой пластинки *V. pubescens* на высотном градиенте г. Большой Шелом.

2. Баранов В. Ю., Смагин А. И., Чибирик М. В. Исследование изменчивости формы тела речного окуня (*Perca fluviatilis* L., 1758) из загрязненных радионуклидами водоемов методами геометрической морфометрии // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3(33). 2006. С. 104–108.
3. Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н., Логинов В. В., Епланова Г. В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной яшурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Тольяти. 2004. Вып. 7. С. 45–59.
4. Гелашвили Д. Е., Солдатов Е. Н. Меры сходства и разнообразия в оценке флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков // Поволжский экологический журнал. 2004. №2. С. 132–143.
5. Еремин А. В. О применении методов геометрической морфометрии для изучения крестца человека // Украинский морфологический альманах. 2008. Т. 6. №4. С. 39–42.
6. Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-фенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
7. Захаров В. М., Чубинишвили А. Т., Дмитриев С. Г., Баранов А. С., Борисов В. И., Валецкий А. В., Крысанов Е. Ю., Кряжева Н. Г., Пронин А. В., Чистякова Е. К. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 317 с.
8. Захаров В. М., Шкиль Ф. Н., Кряжева Г. Н. Оценка стабильности развития березы в разных частях ареала // Вестник Нижегородского университета им. Н. Н. Лобачевского. Серия Биология. Вып. 1(9). Материалы 8-го Всероссийского популяционного семинара «Популяции в пространстве и времени». 2005. С. 77–84.
9. Зорина А. А., Коросов А. В. Характеристика флуктуирующей асимметрии листа двух видов берез Карелии // Экология. Экспериментальная генетика и физиология Труды Карельского научного центра РАН Выпуск 11. Петрозаводск. 2007. С. 28–36.
10. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценоотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всеросс. Популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар. 2004. Ч. 2. С. 113–120.
11. Корона В. В., Васильев А. Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. 2-е изд., испр. и доп. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 280 с.
12. Кулагин А. Ю., Мокин А. А. Влияние стресса на морфологическую интеграцию в развитии признаков *Salix alba* L. // Известия Саратовского университета. Т12. Сер. Химия. Биология. Экология. 2012. Вып. 2. С. 86–91.
13. Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Изменение морфологии листа *Betula pendula* Roth. и *Betula pubescens* Ehrh. вдоль зонально-климатической трансекты Урала и Западной Сибири // Экология. 2010. No 4. С. 257–265.
14. Павлинов И. Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (*Mammalia, Rodentia*): связь формы черепа с пищевой специализацией. Журнал общей биологии. 2000 Т. 61. №6. С. 583–600.
15. Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. 2002 Т. 63. №6. С. 473–493.
16. Полонский В. И., Полякова И. С.. Сирень венгерская – перспективный биоиндикатор для сравнительной оценки степени загрязнения городской среды // Вестник КрасГАУ. 2014. №2. С. 89–92.
17. Рахмангулов Р. С., Ишбирдин А. Р., Садыкова Ф. В. К оценке успешности интродукции *Citrus limon* Burm. по показателям устойчивости развития // Субтропическое и декоративное садоводство. №51 Сочи. 2014. С. 120–124.
18. Рахмангулов Р. С., Ишбирдин А. Р., Салпагарова А. С. Флуктуирующая асимметрия – показатель дестабилизации или поиск путей адаптивного морфогенеза? // Вестники Башкирского университета. 2014. Т. 19. №3. С. 831–834.
19. Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд. С-Пб. унив., 2002. 307 с.
20. Скрипальщикова Л. Н., Стасова В. В. Биоиндикационные показатели стабильности развития насаждений в нарушенных ландшафтах // Сибирский лесной журнал. 2014. №2. С. 62–72.
21. 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.
22. Хузина Г. Р. Характеристика флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков листа липы мелколистной (*Tilia cordata* L.) // Вестник удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2011. Вып. 3. С. 47–52.

Поступила в редакцию 28.08.2015 г.

ADAPTIVE MORPHOGENESIS OF LEAVES *BETULA PUBESCENS* EHRH. ON THE ALTITUDINAL GRADIENT (THE SOUTH URALS)

© R. S. Rakhmangulov, A. R. Ishbirdin*

Bashkir State University

32 Zaki Validi St., 45076 Ufa, Republic of Bashkortostan, Russia.

*Email: ishbirdin@mail.ru

Leaf is a structural and functional unit of the plant organism. Changes in anatomical and morphological leaf structure are the result of its actions to adapt to different environmental factors, which leads to morphological diversity of leaves as a result of random changes in its stepwise development. The article is a study of the adaptation mechanisms of leaves of *Betula pubescens* Ehrh. on altitudinal gradient of the mountain Bolshoy Shelom (South Urals) at the morphological level in terms of fluctuating asymmetry (FA) and the integration of morphological leaf structure (r^2_m). Average image of leaves in these groups was constructed by the method of geometric morphometry. The analysis forms the leaf blades on the index leaf (IL) and leaf shape index (SI). Research relations (correlation analysis) between parameters and the FA r^2_m revealed the presence of statistically insignificant negative relationship between them. In the study of variability of leaf shape of *B. pubescens* on altitudinal gradient, the authors identified three types of forms lamina for the three groups of trees. The first group of trees (710 m above sea level. m.) is characterized by near-diamond leaf shape. The third group (1127 m above sea level. M) is characterized by a leaf with broad shape of blade. The second group (941 m above sea level) is marked as a transitional form.

Keywords: *Betula pubescens*, *fluctuating asymmetry*, *morphological integration*, *morphogenetic adaptation*.

Published in Russian. Do not hesitate to contact us at bulletin_bsu@mail.ru if you need translation of the article.

REFERENCES

1. Atlas po opisatel'noi morfologii vysshikh rastenii. List [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Leaf] / Al. L. Fedorov, M. E. Kirpichnikov, Z. T. Artyushenko. M.–L.: Izd-vo AN SSSPp. 1956.
2. Baranov V. Yu., Smagin A. I., Chibiryak M. V. Izvestiya Chelyabinskogo nauchnogo tsentra. No. 3(33). 2006. Pp. 104–108.
3. Gelashvili D. B., Yakimov V. N., Loginov V. V., Eplanova G. V. Aktual'nye problemy gerpetologii i toksikologii: Sbornik nauchnykh trudov. Tol'yati. 2004. No. 7. Pp. 45–59.
4. Gelashvili D. E., Soldatov E. N. Povolzhskii ekologicheskii zhurnal. 2004. No. 2. Pp. 132–143.
5. Eremin A. V. Ukrainskii morfologicheskii al'manakh. 2008. Vol. 6. No. 4. Pp. 39–42.
6. Zakharov V. M. Asimmetriya zivotnykh (populyatsionno-fenogeneticheskii podkhod) [Asymmetry of animals (population-pheno-genetic approach)]. Moscow: Nauka, 1987.
7. Zakharov V. M., Chubinishvili A. T., Dmitriev S. G., Baranov A. S., Borisov V. I., Valetskii A. V., Krysanov E. Yu., Kryazheva N. G., Pronin A. V., Chistyakova E. K. Zdorov'e srede: praktika otsenki [Health of the environment: evaluation practice]. Moscow: Tsentr ekologicheskoi politiki Rossii, 2000.
8. Zakharov V. M., Shkil' F. N., Kryazheva G. N. Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. N. Lobachevskogo. Seriya Biologiya. No. 1(9). Materialy 8-go Vserossiiskogo populyatsionnogo seminaru «Populyatsii v prostranstve i vremeni». 2005. Pp. 77–84.
9. Zorina A. A., Korosov A. V. Ekologiya. Eksperimental'naya genetika i fiziologiya Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN Vypusk 11. Petrozavodsk. 2007. Pp. 28–36.
10. Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M. Metody populyatsionnoi biologii. Sbornik materialov VII Vseross. Populyatsionnogo seminaru (Syktyvkar, 16–21 fevralya 2004 g.). Syktyvkar. 2004. Pt. 2. Pp. 113–120.
11. Korona V. V., Vasil'ev A. G. Stroenie i izmenchivost' list'ev rastenii: Osnovy modul'noi teorii [Structure and variability of plant leaves: Basics of the modular theory]. 2-e izd., ispr. i dop. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007.
12. Kulagin A. Yu., Mokin A. A. Izvestiya Saratovskogo universiteta. T12. Ser. Khimiya. Biologiya. Ekologiya. 2012. No. 2. Pp. 86–91.
13. Migalina S. V., Ivanova L. A., Makhnev A. K. Ekologiya. 2010. No 4. Pp. 257–265.
14. Pavlinov I. Ya. Geometricheskaya morfometriya cherepa myshevidnykh gryzunov (Mammalia, Rodentia): svyaz' formy cherepa s pishchevoi spetsializatsiei. Zhurnal obshchei biologii. 2000 T. 61. No. 6. Pp. 583–600.
15. Pavlinov I. Ya., Mikeshina N. G. Zhurnal obshchei biologii. 2002 T. 63. No. 6. Pp. 473–493.
16. Polonskii V. I., Polyakova I. S. Siren' vengerskaya – perspektivnyi bioindikator dlya sravnitel'noi otsenki stepeni zagryazneniya gorodskoi srede. Vestnik KrasGAU. 2014. No. 2. Pp. 89–92.
17. Rakhmangulov R. S., Ishbirdin A. R., Sadykova F. V. Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo. No. 51 Sochi. 2014. Pp. 120–124.
18. Rakhmangulov R. S., Ishbirdin A. R., Salpagarova A. S. Vestniki Bashkirskogo universiteta. 2014. Vol. 19. No. 3. Pp. 831–834.
19. Rostova N. S. Korrelyatsii: struktura i izmenchivost' [Correlations: structure and variability]. Saint Petersburg: Izd. S-Pb. univ., 2002.
20. Skripal'shchikova L. N., Stasova V. V. Sibirskii lesnoi zhurnal. 2014. No. 2. Pp. 62–72.
21. Khikmatullina G. R. Vestnik Udmurt-skogo universiteta. Biologiya. Nauki o Zemle. 2013. No. 2. Pp. 48–56.
22. Khuzina G. R. Vestnik udmurt-skogo universiteta. Biologiya. Nauki o Zemle. 2011. No. 3. Pp. 47–52.

Received 28.08.2015.