



УДК 57.042

Адаптационная изменчивость ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях техногенного загрязнения окружающей среды (регион Южного Урала)



А. Ю. Кулагин, А. Р. Ишбирдин, О. В. Тагирова

Кулагин Алексей Юрьевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией лесоведения, Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН; профессор кафедры экологии, географии и природопользования, Башкирский государственный педагогический университет имени М. Акмуллы, coolagin@list.ru

Ишбирдин Айрат Римович, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии и общей биологии, Башкирский государственный университет, ishbirdin@mail.ru

Тагирова Олеся Васильевна, кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии, географии и природопользования, Башкирский государственный педагогический университет имени М. Акмуллы, olecyi@mail.ru

В экстремальных природных и техногенных условиях Южного Урала изучены особенности адаптации и изменчивости *Salix alba* L. на морфологическом уровне. Установлено, что в целом *S. alba* характеризуется широкой экологической валентностью, а по показателям морфологической изменчивости – стабильной морфологической структурой. Выявлено влияние географического, природно-климатического и антропогенного факторов на уровень морфологической интеграции *S. alba*. Так, в оптимальных условиях роста уровень морфологической интеграции может достигать максимальных значений, тогда как экстремальные условия существования способствуют снижению морфологической целостности вида. Выявлено неоднородное влияние различных факторов стресса (загрязнение, почвенное увлажнение, континентальность климата) на структуру морфологической изменчивости. В зависимости от фактора стресса и силы его воздействия меняется и тип онтогенетической тактики в развитии признаков. В условиях умеренного стресса уровень флуктуирующей асимметрии признаков возрастает, а в условиях крайнего стресса снижается, что может быть проявлением адаптивной стратегии *S. alba* в условиях крайнего стресса. Анализ адаптационной изменчивости морфологических признаков *S. alba* свидетельствует о проявлении разных типов онтогенетических тактик: конвергентная тактика проявляется у признаков в выборках, где основным стрессорирующим фактором выступает степень увлажнения; дивергентно-конвергентная тактика проявляется у признаков в выборках, где в качестве основного стресс-фактора выступает уровень загрязнения. Для *S. alba* в условиях стресса отмечена защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия. Онтогенетические стратегии *S. alba* характеризуют этот вид как конкурента.

Ключевые слова: адаптация, изменчивость, онтогенез, ива белая, экстремальные факторы окружающей среды, Южный Урал.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-1-90-101>

Введение

Техногенное загрязнение окружающей среды приводит к трансформации экосистем, нарушениям в природных биогеохимических процессах, снижению биологического разнообразия и биологической продуктивности в экосистемах [1–4]. Вопросы контроля состояния окружающей среды и состояния древесных растений как существенного звена экосистем обуславливают актуальность использования методов биологической индикации уровня загрязнения [5–7].

Адаптивные модификации древесных растений обеспечивают успешное их произрастание в различных условиях [8–10]. При оценке степени устойчивости развития организмов морфологические признаки зарекомендовали себя как достаточно информативные [11–26].

Ива белая (*Salix alba* L.) – вид с широким географическим ареалом, характеризующийся высокой устойчивостью к экстремальным природным и техногенным факторам [9, 27, 28]. Характеристика адаптационной изменчивости морфологической структуры листьев *S. alba* в районах интенсивного техногенного воздействия в условиях Южного Урала позволяет определить эколого-фитоценологическую и онтогенетическую стратегии *S. alba*.

Материалы и методы

Исследования выполнены в период 2010–2018 гг. Материал собирался в местах с разной степенью загрязнения и увлажнения вблизи г. Уфа и г. Сибай (Республика Башкортостан) и г. Медногорск (Оренбургская область).

В условиях загрязнения окружающей среды материал собирался непосредственно у источника загрязнения в местах сброса сточных вод, на незначительном удалении от источника загрязнения выше и ниже по течению водотока, а также в относительно чистом для данного региона месте на значительном удалении выше и ниже источника загрязнения по водотоку. С учетом различий по степени увлажнения условий местопроизрастания отбор материала производился как в прибрежной зоне, так и в высокой пойме.



Со средневозрастных деревьев (55 экземпляров) отобрано и проанализировано по 30 образцов листовых пластинок. Было отобрано более 4050 образцов, выполнено более 200 тыс. измерений.

После сбора материала образцы листьев для сохранения первичных свойств подвергались временной заморозке и дальнейшему сканированию на сканере CanoScan LIDE Canon. Режим сканирования – 150 dpi в виде цветного изображения в формате JPEG. Затем образцы листьев были промерены с помощью программы ImageJ по 51 признаку. Оценивались следующие признаки листовой пластинки: длина листа, ширина листа, длина черешка, длины первых шести жилок, расстояние между концами первых шести жилок, расстояние между основаниями первых шести жилок, углы между первыми шестью жилками.

При анализе данных использовали программы Microsoft Office Excel, STATISTIKA. Оценка статистической значимости различий средних и коэффициентов вариации проводилась по общепринятым методикам [29], уровень значимости принимался $\alpha = 0,05$.

Использован комплекс методов, направленных на оценку адаптивности *S. alba* (методика изучения структуры морфологической изменчивости, изучение онтогенетической тактики, метод морфологического изучения реакции растения на стресс, методика оценки состояния среды по величине флуктуирующей асимметрии листовой пластинки).

Изучение структуры морфологической изменчивости проводили по методике выявления соотношения общей и согласованной изменчивости признаков. Согласованная изменчивость признака рассчитывается как усредненный показатель коэффициентов детерминации исследуемого признака со всеми прочими, составляющими признаковое пространство. Скопление признаков равномерно делится на четыре поля, что позволяет выделить генетические, экологические, системные и биологические индикаторы [30].

Онтогенетические тактики оценивали по методике Ю. А. Злобина [12], согласно которой выделяются 4 типа онтогенетических тактик, отражающих тенденции на уровне варьирования отдельных морфогенетических параметров, а также и особей в целом: тактика стабилизации (изменчивость признака стабилизируется), тактика конвергенции (изменчивость признака падает), тактика дивергенции (изменчивость признака возрастает) и неопределенная тактика – неопределенные изменения амплитуды варьирования параметра. Тенденции изменения

вариабельности признаков рассматривались на экоклине, который устанавливался по показателям виталитета растений (IVC) в выборках [15]. Метод изучения морфологических реакций растения на стресс основан на выявлении определенного типа морфологической реакции вида, оцениваемой по уровню морфологической интеграции растений (r_2), на экоклине (IVC).

При оценке флуктуирующей асимметрии листьев руководствовались подходами В. М. Захарова [14].

Исследования проводились на территории Уфимского и Баймакского районов Республики Башкортостан, а также на территории Кувандыкского района Оренбургской области (табл. 1).

В части техногенного воздействия на окружающую среду для Уфимского района характерно многолетнее функционирование нефтехимических предприятий, для Баймакского района – добыча и обогащение полиметаллических руд, для Кувандыкского района – комплексное загрязнение окружающей среды [31–33].

Результаты и их обсуждение

Общая изменчивость и пределы изменчивости признаков под влиянием экстремальных факторов

Установлено, что сильное загрязнение вызывает уменьшение изменчивости большинства исследуемых признаков (длина и ширина листовой пластинки, длина черешка, длина жилки и др.). При этом среднее значение, например, такого показателя, как ширина листовой пластинки статистически значимо меньше в условиях сильного загрязнения. В этом мы видим проявление адаптивности в формировании листовой пластинки, так как большинство из названных параметров определяет ее форму и размер.

При оценке влияния увлажнения и загрязнения на изменчивость признаков наиболее вариabельным проявил себя признак «длина черешка» (14,78–20,17%) (максимальная длина черешка составила 1,7 см; минимальная – 0,22 см).

Таким образом, по изменению предела изменчивости морфологических признаков листа можно проследить морфологическую адаптацию вида к различным факторам (загрязнение, увлажнение). При незначительном загрязнении развитие признака стимулируется, а в условиях крайнего загрязнения подавляется. Признак «длина черешка» отмечен как один из наиболее изменчивых.

Индикаторная роль признаков в структуре морфологической изменчивости вида

Выявлено, что генетическими индикаторами проявили себя такие признаки, как длина



Таблица 1 / Table 1

Характеристика природно-климатических показателей района исследований
Characteristics of natural and climatic parameters of the research area

Показатель / Indicators	Район / District		
	Кувандыкский / Kuvandyk	Уфимский / Ufimski	Баймакский / Baymak
Климат / Climate	Резко континентальный / Sharply continental	Континентальный / Continental	Резко континентальный / Sharply continental
Среднегодовая температура / Annual mean temperature	3,2	3,8	2,6
Годовая сумма осадков, мм / Annual precipitation, mm	290–340	400–500	290–350
Среднемесячная температура воздуха в июле / The average monthly temperature in July	21,9	19	18
Среднемесячная температура воздуха в январе / The average monthly temperature in January	–15,8	–15	–15,9
Высота снежного покрова, см / Height of snow cover, cm	30	45–50	30–40
Средняя продолжительность безморозного периода, дни / Average duration of frost-free period, days	144–129	76–176	90–130
Число дней с температурой выше +10° C / Number of days with temperatures above +10° C	121	–	120–135
Запасы продуктивной влаги в почве, мм / Reserves of productive moisture in soil, mm	119	200–250	45–46
Средняя продолжительность вегетационного сезона, дни / Average length of the growing season, days	175	171	162

и ширина листовой пластинки, длина черешка. К группе экологических индикаторов относятся признаки «расстояние между основаниями жилки» и «расстояние между концами жилки». Проявление этого признака напрямую зависит от внешних условий. Признак «длина 1–4-й жилки» определяется как системный индикатор. Признаки «длина 5-й и 6-й жилки» относятся к группе биологических индикаторов – они составляют каркас морфологической структуры и являются признаками образа системы (рис. 1).

По результатам исследований к экологическим индикаторам относится большинство исследуемых признаков – 52,1%. Таким образом, характер проявления большинства признаков зависит от влияния среды. Кроме того, большое количество исследуемых признаков позиционируется как системные индикаторы (31,3%), которые, меняясь под действием факторов, приводят к изменению всей системы (см. рис. 1).

Влияние антропогенного фактора на структуру морфологической изменчивости признаков

В результате исследований установлено, что на градиенте увеличения загрязнения, во-первых, возрастает количество генетических индикаторов с 6,25 до 8,3%; во-вторых, уменьшается количество экологических индикаторов, которое в благоприятных условиях составляет 50%, а по мере увеличения загрязнения снижается до 47,9%; в-третьих, уменьшается количество системных индикаторов с 29,1 до 27,1% за счет снижения их варибельности; в-четвертых, увеличивается количество биологических индикаторов с 14,6 до 16,6% (проявление адаптивной способности *S. alba* – признаки становятся более согласованными друг с другом, а их структура – менее изменчивой).

Для группы признаков «длина левых и правых жилок» на градиенте загрязнения отмечено увеличение их детерминированности и снижение

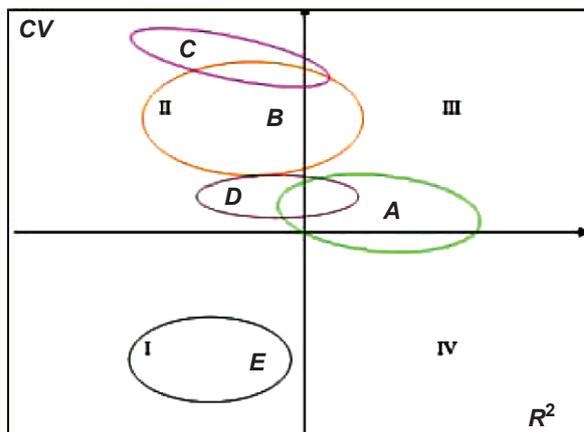


Рис. 1. Структура морфологической изменчивости растений *Salix alba* L. (средние данные для всех выполненных выборок по г. Медногорск, г. Уфа): по оси ординат – показатель общей изменчивости (коэффициент вариации); по оси абсцисс – показатель согласованной изменчивости (коэффициент общей детерминации признака). I поле – генетические индикаторы, II поле – экологические индикаторы, III поле – системные индикаторы, IV поле – биологические индикаторы. A – зона параметров длины жилок, B – зона параметров длины между основаниями жилок, C – зона параметров длины между концами жилок, D – зона параметров углы между жилками, E – линейные параметры листа и формы листовой пластинки (длина листовой пластинки; ширина листовой пластинки; длина черешка)

Fig. 1. The structure of morphological variability of plants *Salix alba* L. (average data for all samples performed in Mednogorsk, Ufa): on the ordinate axis, the indicator of total variability (coefficient of variation); on the abscissa axis, the indicator of consistent variability (coefficient of total determination of the trait). I field – genetic indicators, II field – environmental indicators, III field – system indicators, IV field – biological indicators. A – zone of parameters of length of veins, B – zone of parameters of length between bases of veins, C – zone of parameters of length between the ends of veins, D – zones of parameters angles between veins, E – linear parameters of a leaf and the form of a leaf plate (length of a leaf plate; width of a leaf plate; the length of the petiole)

изменчивости. В условиях дефицита влаги отмечено смещение другой группы признаков – «углы жилок» – в сторону генетических индикаторов, что является показателем снижения генетической детерминированности этой группы. В целом на градиенте загрязнения выявлено смещение структуры морфологической изменчивости.

Проявление онтогенетических тактик

Установлено, что для *S. alba* характерно проявление нескольких типов чистых и смешанных онтогенетических тактик: конвергентная (длина черешка), дивергентно-конвергентная (длина и ширина листовой пластинки). По данным статистической обработки, наиболее варибельным

признаком является ширина листовой пластинки, поэтому проявление онтогенетических тактик рассматривалось на примере этого признака.

Для признака «ширина листовой пластинки» отмечено проявление дивергентно-конвергентной онтогенетической тактики (рис. 2). С увеличением загрязнения наблюдается дезинтеграция в развитии признака, а затем после включения адаптивного механизма происходит снижение изменчивости признака, что характеризуется проявлением конвергентной составляющей смешанной онтогенетической тактики.

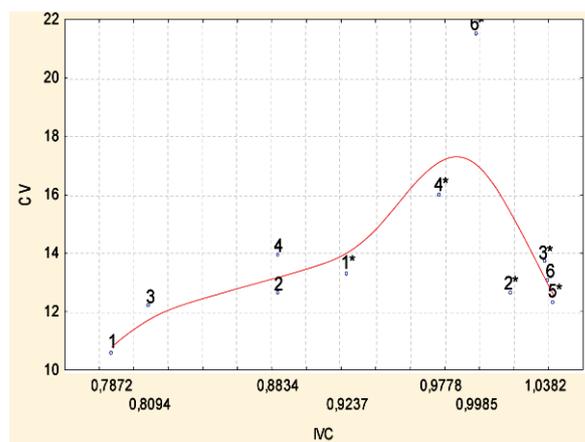


Рис. 2. Зависимость уровня варибельности от виталитета листьев *Salix alba* L. на примере признака «ширина листовой пластинки» (г. Медногорск): по оси ординат – уровень детерминации морфологической структуры листьев растений в выборках (CV), по оси абсцисс – индекс виталитета (IVC) листьев; * – выборки 2011 г.

Fig. 2. The dependence of the level of variability on the vitality of the leaves of *Salix alba* L. on the example of the sign “width of the leaf blade” (Mednogorsk): on the ordinate axis – the level of determination of the morphological structure of plant leaves in the samples (CV), on the abscissa axis – leaf vitality index (IVC); * – 2011 samples

Влияние уровня загрязнения на проявление онтогенетических тактик

Влияние уровня загрязнения на проявление различных типов онтогенетических тактик рассмотрим на примере признака «ширина листовой пластинки». Варибельность признака изменяется в зависимости от условий произрастания (рис. 3, а). Установлено, что в выборках, выполненных на удалении от источника загрязнения, развитие признака «ширина листовой пластинки» стабилизируется и характеризуется проявлением конвергентной и конвергентно-дивергентной тактик. В выборках, выполненных на незначительном удалении от источника загрязнения, развитие признака нестабильно, что характеризуется проявлением дивергентной онтогенетической тактики.

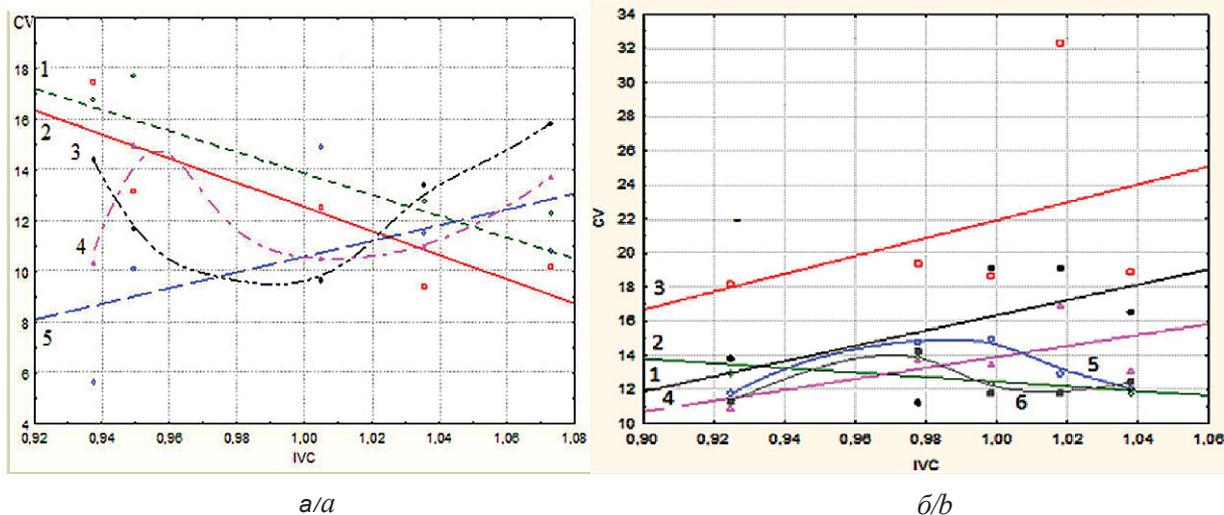


Рис. 3. Зависимость вариабельности от виталитета листьев *Salix alba* L. на примере признака «ширина листовая пластинки»: а – выборки выполнены в г. Медногорск (2010 г.); б – выборки выполнены в г. Медногорск (2011 г.). По оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (IVC), по оси ординат – коэффициент вариации (CV). 1 – выборка, выполненная на незначительном удалении от источника загрязнения ниже по течению; 2 – выборка, выполненная на незначительном удалении от источника загрязнения вверх по течению; 3 – выборка, выполненная на значительном удалении от источника загрязнения вверх по течению; 4 – выборка, выполненная вблизи источника загрязнения; 5 – выборка, выполненная на удалении от источника загрязнения вверх по течению (7 км); 6 – выборка, выполненная на значительном удалении от источника загрязнения ниже по течению

Fig. 3. Dependence of variability on leaf vitality of *Salix alba* L. on the example of the sign “leaf blade width”: а – samples were made in Mednogorsk (2010); б – samples were made in Mednogorsk (2011); on the abscissa axis – index of vitality of coenopopulation (IVC), on the ordinate axis – coefficient of variation (CV). 1 – the selection is made a short distance from the pollution source downstream; 2 – the sample is performed at a slight distance from the source of pollution upstream; 3 – the sample, made at a considerable distance from the pollution source upstream; 4 – sampling is performed near a source of pollution; 5 – the selection is made far from the source of pollution upstream (7 km); 6 – sampling carried out at a considerable distance from the source of pollution downstream

В выборках, выполненных вблизи источника загрязнения, наблюдается снижение изменчивости признака. В этом проявляется конвергентная онтогенетическая тактика. В выборках, выполненных на значительном удалении от источника загрязнения, на первоначальных этапах наблюдается увеличение изменчивости признака, затем развитие признака стабилизируется, что является проявлением дивергентно-конвергентной онтогенетической тактики (см. рис. 3, б).

Известно, что 2010 г. по климатическим характеристикам вегетационного периода был экстремально засушливым с исключительно высокими значениями температуры воздуха и чрезвычайно низким количеством осадков.

При сравнении результатов 2010–2011 гг. показано увеличение количества выборок, в которых развитие признака стабилизируется (2011 г.), данное обстоятельство связано с улучшением условий произрастания. Однако в выборке, выполненной на незначительном удалении от источника загрязнения вверх по течению, вне зависимости от изменения условий произраста-

ния, развитие признака остается нестабильным (см. рис. 3). В данной выборке с улучшением благоприятности условий произрастания отмечено лишь незначительное снижение изменчивости признака.

Онтогенетическая стратегия

На основании результатов исследований установлено проявление защитно-стрессовой онтогенетической стратегии *S. alba* (рис. 4).

С нарастанием стресса происходит усиление, а затем ослабление координации развития листьев (чередование защитной и стрессовой компонент в онтогенетической стратегии соответствует конкурентной стратегии) [15]. Конкурентная стратегия для *S. alba* ранее была отмечена D. Frank и S. Klotz [34]. Защитная составляющая в комбинированной онтогенетической стратегии свидетельствует о проявлении устойчивости к умеренному стрессу. Стрессовая составляющая проявилась в условиях крайне жаркого и засушливого сезона, в этом случае стрессовое воздействие загрязнения совпало с негативным влиянием экстремальных климатических условий.

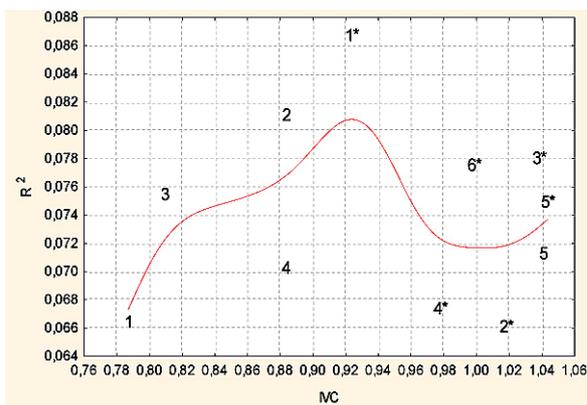


Рис. 4. Зависимость уровня морфологической интеграции растений *Salix alba* L. от виталитета в окрестностях г. Медногорска (результаты 2010 и 2011 гг.): по оси ординат – уровень детерминации морфологической структуры листьев растений в выборках (r_2), по оси абсцисс – индекс виталитета (IVC) листьев; * – выборки 2011 г.

Fig. 4. Dependence of the level of morphological integration of *Salix alba* L. plants on vitality in the vicinity of Mednogorsk (results of 2010 and 2011): on the ordinate axis – the level of determination of the morphological structure of plant leaves in the samples (r_2), on the abscissa axis – leaf vitality index (IVC); * – 2011 samples

Влияние экстремальных факторов на выбор онтогенетической стратегии вида

Внутри выборок выявлено проявление несколько типов онтогенетических стратегий

(защитная, защитно-стрессовая). Для выборок из относительно чистых условий характерно проявление защитной стратегии (рис. 5, б). В выборках с загрязненных территорий наблюдается развитие защитно-стрессовой стратегии (см. рис. 5, а).

В выборке, отобранной в условиях крайнего загрязнения, проявляется нестабильность онтогенетических реакций, а именно – *S. alba* способна быстро реагировать на изменение условий и демонстрировать в соответствии с этим стратегию формирования листа. В оптимальных условиях роста и развития наблюдается устойчивое проявление защитной стратегии, что характерно для видов-конкурентов в условиях умеренного стресса.

Изменчивость листьев по интегральному показателю флуктуирующей асимметрии

Для характеристики изменчивости листьев *S. alba* использован метод оценки значений флуктуирующей асимметрии признаков. В разных условиях произрастания данные значения отличаются (табл. 2). В выборках максимальное значение относительной асимметрии выявлено для признака «ширина левой и правой половинок листа» и составило 0,521 (г. Сибай); минимальное значение относительной асимметрии для признака «длина 2-й жилки от основания листа» составило 0,125 (г. Сибай).

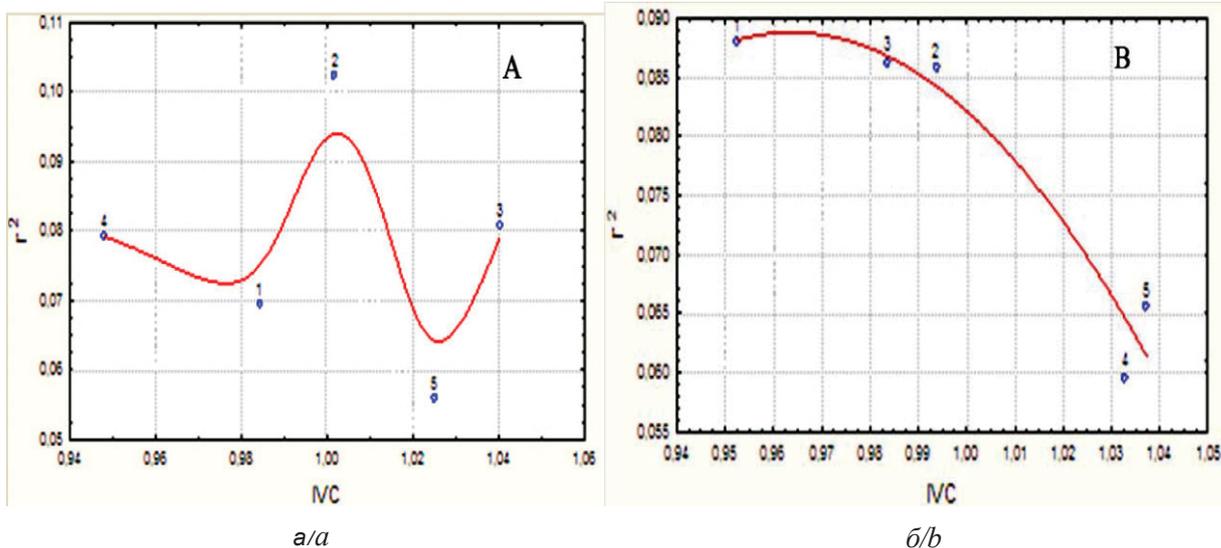


Рис. 5. Тенденции изменения уровня морфологической интеграции растений *Salix alba* L. от виталитета в окрестностях г. Медногорск (а – рядом с объектом загрязнения; б – на значительном удалении от объекта загрязнения): по оси ординат – уровень детерминации морфологической структуры растений в выборках (r_2), по оси абсцисс – индекс виталитета (IVC)

Fig. 5. Trends in the level of morphological integration of *Salix alba* L. plants from vitality in the vicinity of Mednogorsk (a – near the object of pollution; b – at a considerable distance from the object of pollution): on the ordinate axis – the level of determination of the morphological structure of plants in the samples (r_2), on the abscissa axis – vitality index (IVC)



Таблица 2 / Table 2

Изменчивость морфологических признаков листьев *Salix alba* L. по интегральному показателю флуктуирующей асимметрии в различных местах произрастания
Variability of morphological features of *Salix alba* L. leaves by integral index of fluctuating asymmetry in different places of growth

Место выборки, город / Sampling location, city	Значение относительной асимметрии признаков / Value of relative asymmetry of features				
	Ширина левой и правой половинок листа / Width of the left and right halves of the sheet	Длина 2-й жилки от основания листа / The length of the second vein from the leaf base	Расстояние между концами 1-й и 2-й жилок от основания листа / The distance between the ends of the first and second veins from the base of the leaf	Расстояние между основаниями 1-й и 2-й жилок / Distance between the bases of the first and second veins	Угол 2-й жилки от основания листа / Angle of the second vein from the base of the leaf
Медногорск / Mednogorsk	0,433	0,138	0,207	0,147	0,175
Уфа / Ufa	0,143	0,146	0,157	0,150	0,208
Сибай / Sibay	0,521	0,125	0,172	0,136	0,156

Влияние географического фактора на устойчивость развития вида

В ряду Уфа – Сибай – Медногорск отмечается возрастание континентальности климата и, как следствие, снижение количества осадков. В данном случае отмечается увеличение показателя флуктуирующей асимметрии, что служит проявлением влияния климатических условий на устойчивость в развитии *S. alba*. Фактическое произрастание на различных территориях рассматривается как географический фактор. Это влияет на развитие отдельных признаков и на устойчивость в развитии *S. alba* (рис. 6).

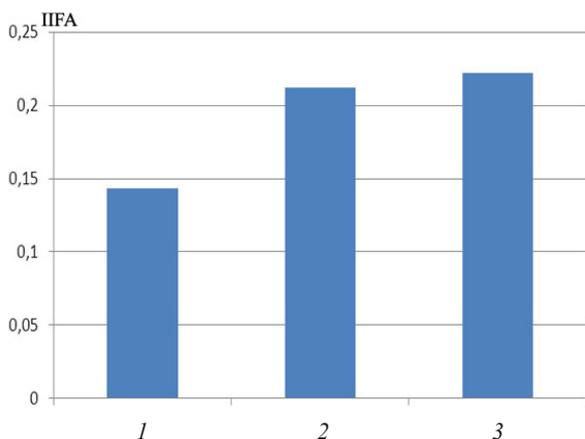


Рис. 6. Значения интегрального показателя флуктуирующей асимметрии (ИФА) листьев *Salix alba* L. в разных условиях произрастания: 1 – Уфа; 2 – Сибай; 3 – Медногорск

Fig. 6. Values of integral index of fluctuating asymmetry (IIFA) of *Salix alba* L. leaves in different growing conditions: 1 – Ufa; 2 – Sibay; 3 – Mednogorsk

Влияние природно-экологических факторов на устойчивость развития

По результатам исследований (г. Уфа и Сибай) наибольшие значения интегральных показателей отмечены в выборках, выполненных на удалении от воды – 0,160 и 0,219 соответственно. На градиенте уменьшения увлажнения отмечено возрастание значений интегрального показателя флуктуирующей асимметрии, что является проявлением дестабилизации в развитии признаков *S. alba* (рис. 7).

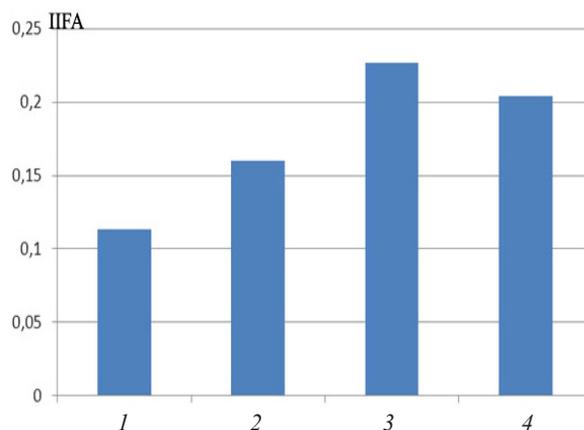


Рис. 7. Зависимость значений интегрального показателя флуктуирующей асимметрии (ИФА) листьев *Salix alba* L. от уровня увлажнения: 1 – Затон, пойма (г. Уфа); 2 – Затон, суходол (г. Уфа); 3 – пойма р. Худолаз (г. Сибай); 4 – суходол на удалении от р. Худолаз (г. Сибай)

Fig. 7. Dependence of the values of the integral index of fluctuating asymmetry (IIFA) of *Salix alba* L. leaves on the level of moisture: 1 – Zaton, floodplain (Ufa city); 2 – Zaton, Sukhodol (Ufa city); 3 – floodplain Khudolaz river (Sibay city); 4 – Sukhodol at a distance from the Khudolaz river (Sibay city)



Влияние уровня загрязнения среды на стабильность развития

При воздействии экстремальных факторов показатель «ширина левой и правой половинок листа» *S. alba* проявил наибольшую асимметрию и является наиболее информативным признаком в оценке стабильности развития растений.

Установлено, что в большинстве выборок загрязнение среды стабилизировало развитие признаков *S. alba*. Однако с увеличением загрязнения наблюдается истощение защитного потенциала *S. alba* и, как следствие, отмечается снижение значений интегрального показателя флуктуирующей асимметрии листьев. В данной выборке проявляется широкий диапазон варьирования, что свидетельствует о нестабильности признаков.

Среднее значение интегрального показателя флуктуирующей асимметрии листьев *S. alba* для г. Медногорск составило 0,222. В относительно чистых выборках (с/о Усерган, п. Блявтамак) интегральный показатель составил 0,225, что указывает на незначительные отклонения. В выборках из загрязненных местообитаний (п. Никитино, п. Заречный) интегральный показатель флуктуирующей асимметрии составил 0,242, что указывает на значительные отклонения в формировании морфологических структур листьев. Однако в выборке с крайне неблагоприятными условиями произрастания отмечается резкое снижение значений интегрального показателя флуктуирующей асимметрии до 0,173.

Таким образом, загрязнение оказывает определенное влияние на проявление изменчивости в части асимметрии листьев *S. alba*. При воздействии загрязнения умеренной силы отмечается тенденция к увеличению показателя флуктуирующей асимметрии, однако при высоком уровне загрязнения отмечается резкое снижение интегрального показателя флуктуирующей асимметрии, что указывает на дестабилизацию в развитии признаков. В этом случае флуктуирующая асимметрия листьев – это проявление изменчивости под влиянием экстремальных факторов среды, а также одно из проявлений адаптивных реакций *S. alba*.

Структура морфологической изменчивости

На градиенте возрастания неблагоприятных условий произрастания фиксируется увеличение морфологической целостности в развитии признаков и уменьшение изменчивости признаков, что является проявлением адаптивности *S. alba*. В этом случае отмечается скоординированное развитие признаков.

Онтогенетические тактики

При изучении онтогенетических тактик для *S. alba* выявлено проявление разных типов. Характер проявления онтогенетических тактик специфичен и зависит от влияния условий среды. Так, в условиях крайнего стресса с увеличением уровня загрязнения у ряда признаков (ширина листа, индекс листа) наблюдается уменьшение вариабельности признака, что является проявлением адаптивности. Таким образом, для *S. alba* характерно проявление адаптивной изменчивости, направленное на развитие отдельных признаков, наиболее важных в данных условиях и отвечающих за сохранение формы и размера листа.

Онтогенетические стратегии

В большинстве выборок 2011 г. (средний по климатическим показателям год) в сравнении с 2010 г. (экстремальный засушливый год) происходит повышение уровня морфологической интеграции, что связано с благоприятными характеристиками условий произрастания в части увеличения количества осадков. В выборках, выполненных в местах умеренного стресса (2011 г.), наблюдается снижение уровня морфологической интеграции (по сравнению с 2010 г.), что, возможно, является проявлением адаптивности *S. alba*.

Установлено, что условия произрастания оказывают непосредственное влияние на реализацию онтогенетической стратегии. Так, у растений *S. alba*, произрастающих в выборках, выполненных в местах с низким загрязнением, происходит формирование адаптивного потенциала, что способствует проявлению защитной стратегии. В выборках, выполненных в местах с высоким уровнем загрязнения, наблюдается истощение адаптивного потенциала, что характеризуется проявлением защитно-стрессовой стратегии, т. е. в оптимальных условиях роста и развития наблюдается устойчивое проявление защитной стратегии, что характерно для видов-конкурентов в условиях умеренного стресса.

Степень увлажнения и уровень загрязнения выступили в качестве сильных стрессирующих факторов, и именно в этом варианте проявилась потенциальная онтогенетическая стратегия *S. alba*.

Таким образом, между популяциями на градиенте загрязнения для *S. alba* характерно проявление защитно-стрессовой стратегии, а на градиенте увлажнения отмечено преобладание стрессовой компоненты, что проявляется снижением координации в развитии растений.



Выводы

На основании проведенных исследований установлено, что в целом *S. alba* характеризуется широкой экологической валентностью, а по показателям морфологической изменчивости – стабильной морфологической структурой. Установлено влияние географического, природно-климатического и антропогенного факторов на уровень морфологической интеграции *S. alba*. Так, в оптимальных условиях роста уровень морфологической интеграции может достигать максимальных значений, тогда как экстремальные условия существования способствуют снижению морфологической целостности вида.

Выявлено неоднородное влияние различных факторов стресса (загрязнение, почвенное увлажнение, континентальность климата) на структуру морфологической изменчивости. В зависимости от фактора стресса и силы его воздействия меняется и тип онтогенетической тактики в развитии признаков. Усиление воздействия стресс-фактора способствует увеличению изменчивости признаков (ширина листа, длина черешка), что приводит к изменению выбранной ранее онтогенетической тактики. Отмечено, что при нарастании континентальности изменчивость признака возрастает (ширина листа, длина листа, длина черешка). В условиях умеренного стресса уровень флуктуирующей асимметрии признаков возрастает, а в условиях крайнего стресса снижается, что может быть проявлением адаптивной стратегии *S. alba* в условиях крайнего стресса.

Анализ адаптационной изменчивости морфологических признаков *S. alba* свидетельствует о проявлении разных типов онтогенетических тактик: конвергентная тактика проявляется у признаков в выборках, где основным стрессирующим фактором выступает степень увлажнения; дивергентно-конвергентная тактика проявляется у признаков в выборках, где в качестве основного стресс-фактора выступает уровень загрязнения. Для *S. alba* в условиях стресса отмечена защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия. Онтогенетические стратегии *S. alba* характеризуют этот вид как конкурента.

Список литературы

1. Lloyd S. D., Fletcher T. D., Wong T. H. F., Wootton R. M. Assessment of Pollutant Removal Performance in a Bio-filtration System : Preliminary Results // 2nd South Pacific Stormwater Conf.; Rain the Forgotten Resource, 27–29 June 2001, Auckland, New Zealand, 2001. P. 20–30.
2. Кулагин А. А., Шагиева Ю. А. Древесные растения и биологическая консервация промышленных загрязнителей. М. : Наука, 2005. 190 с.
3. Опекунова М. Г., Захарян Л. С. Тяжелые металлы в системе почва – растение как показатель загрязнения окружающей среды в Санкт-Петербурге // Охрана атмосферного воздуха. Атмосфера. 2012. № 1. С. 40–46.
4. Tane F. B. G., Albert E. Air pollution tolerance indices of plants growing around Umuebulu Gas Flare Station in Rivers State, Nigeria // African Journal of Environmental Science and Technology. 2013. Vol. 7, № 1, January. P. 1–8.
5. Юсфин Ю. С., Леонтьев Л. И., Черноусов П. И. Промышленность и окружающая среда. М. : ИКЦ, 2002. 469 с.
6. Ramdan A. A. Heavy metal pollution and biomonitoring plants in Lake Manzala, Egypt, Pak. // J. Biol. Sci. 2003. Vol. 6, № 13. P. 1108–1117.
7. Чукаева Н. В. Некоторые аспекты использования методик биоиндикации // Успехи современного естествознания. 2011. № 8. С. 78–79.
8. Тарабрин В. П., Игнатенко А. А. О некоторых адаптивных изменениях в аминокислотном обмене растений в период последствия фенола // Дендрозкология, техногенез, вопросы охраны природы / БФАН СССР. Уфа, 1987. С. 70–77.
9. Кулагин А. Ю. Ивы : техногенез и проблемы оптимизации нарушенных ландшафтов. Уфа : Гилем, 1998. 193 с.
10. Кулагин А. Ю., Мокин А. А. Влияние стресса на морфологическую интеграцию в развитии признаков *Salix alba* (L.) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2012. Т. 12, вып. 2. С. 86–90.
11. Olsen E., Miller R. Morphological integration. Chicago, 1958. 318 p.
12. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1989. 147 с.
13. Зайцев Г. И. Математический анализ биологических данных. М. : Наука, 1991. 182 с.
14. Захаров В. М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. 2001. № 3. С. 177–191.
15. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Ученые записки НТГСПА. Н. Тагил, 2004. С. 80–85.
16. Zelditch M., Swiderski D., Sheets D., Fink W. Geometric morphometrics for biologist : a primer. Oxford : Elsevier Acad. Press, 2004. 444 p.
17. Гелашвили Д. Б., Лобанова И. В., Ерофеева Е. А. Влияние лесопатологического состояния березы повислой на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки // Поволжский экологический журнал. 2007. № 2. С. 106–115.



18. Гашева Н. А. Математическое представление формы листа в исследованиях структуры биоразнообразия ив // Вестник ТГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 42–46.
19. Суслонов А. В., Светлакова Т. В., Боронникова С. В. Морфологическая изменчивость *Poa pratensis* (L.) при нефтяном загрязнении // Биологические системы : устойчивость, принципы и механизмы функционирования : материалы III Всерос. науч.-практ. конф. Н. Тагил, 2010. С. 229–231.
20. Graham J. H., Whitesell M. J., Fleming M. Fluctuating asymmetry of plant leaves : batch processing with LAMINA and continuous symmetry measures // Symmetry. 2015. 7. P. 255–268. DOI: 10.3390/sym7010255
21. Silva H. V., Alves-Silva E., Santos J. C. On the relationship between fluctuating asymmetry, sunlight exposure, leaf damage and flower set in *Miconia fallax* (Melastomataceae) // Tropical Ecology. 2016. Vol. 57, № 3. P. 419–427.
22. Yuto C. M. M., Lumogdang L., Tabugo S. R. M. Fluctuating asymmetry as an Indicator of Ecological Stress in *Rhinocypha colorata* (Odonata: Chlorocyphidae) in Iligan City, Mindanao, Philippines // Entomology and Applied Science Letters. 2016. Vol. 3, № 1. P. 13–20.
23. Castrence-Gonzales R. Asymmetry in the shape of the carapace of *Scylla serrata* (Forsskal, 1755) collected from Lingayen Gulf in Luzon // Philippines Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences. 2017. Vol. 7, № 3. P. 55–66.
24. Matondo D. A., Demayo C. G. Shapes of the Abdomen Between Sexes in Two Geographically Isolated Populations of *Rana ranina* Using Landmark-Based Geometric Morphometrics and Multivariate Statistics // Entomology and Applied Science Letters. 2018. Vol. 5, № 3. P. 41–47.
25. Shi P., Zheng X., Ratkowsky D. A., Li Y., Wang P., Cheng L. A Simple Method for Measuring the Bilateral Symmetry of Leaves // Symmetry. 2018. Vol. 10, № 4. P. 118. DOI: <https://doi.org/10.3390/sym10040118>
26. Van Dongen S. Human Bodily Asymmetry Relates to Behavioral Lateralization and May not Reliably Reflect Developmental Instability // Symmetry. 2018. Vol. 10. P. 117. DOI: <https://doi.org/10.3390/sym10040117>
27. Морозов И. П. Защитное лесоразведение в руслах рек М. : Лесная промышленность, 1956. 96 с.
28. Афонин А. А. Изменчивость массовых видов ив Юго-Запада России : теоретическая и прикладная саликология. Saarbrücken : LAM Lambert Academic Publishing, 2011. 182 с.
29. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск : ПетрГУ, 2003. 304 с.
30. Ростова Н. С. Корреляции : структура и изменчивость. СПб., Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2002. 307 с.
31. Обзор состояния загрязнения природной среды Оренбургской области. 2011 год. URL: <http://gorodmednogorsk.ru/files/docs/ek2011.pdf> (дата обращения: 08.05.2019).
32. Курманова Л. Г., Кулагин А. Ю. Динамика содержания и распределения химических элементов в водах рек Башкирского Зауралья // Вестник Удмурт. ун-та. Биология. Науки о Земле. 2012. Вып. 1. С. 3–8.
33. Мониторинг состояния среды обитания и здоровья населения городского округа город Уфа Республики Башкортостан / под ред. А. А. Кулагина. Уфа : Изд-во БГПУ, 2014. 250 с.
34. Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle (Saale), 1990. 167 p.

Образец для цитирования:

Кулагин А. Ю., Ишибирдин А. Р., Тагирова О. В. Адаптационная изменчивость ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях техногенного загрязнения окружающей среды (регион Южного Урала) // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2020. Т. 20, вып. 1. С. 90–101. DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-1-90-101>

Adaptive Variability of Willow White (*Salix alba* L.) in the Conditions of Technogenic Pollution of the Environment (South Ural Region)

A. Yu. Kulagin, A. R. Ishbirdin, O. V. Tagirova

Alexey Yu. Kulagin, <https://orcid.org/0000-0001-7574-4547>, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center Russian Academy of Sciences, 69 Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russia; Bashkir State Pedagogical University named after M. Akmulla, 3A October Revolution St., Ufa 450000, Russia, coolagin@list.ru

Airat R. Ishbirdin, <https://orcid.org/0000-0003-4815-145X>, Bashkir State University, 32 Z Validi St., Ufa 450076, Russia, ishbirdin@mail.ru

Olesya V. Tagirov, <https://orcid.org/0000-0003-1615-7005>, Bashkir State Pedagogical University named after M. Akmulla, 3A October Revolution St., Ufa 450000, Russia, olecyi@mail.ru

The peculiarities of adaptation and variability of *Salix alba* L. at the morphological level were studied in extreme natural and technogenic conditions of the Southern Urals. It was found that *Salix alba* is characterized by a wide ecological valence, and in terms of morphological variability – is stable morphological structure. The influence of geographical, climatic and anthropogenic factors on the level of morphological integration of *Salix alba* was revealed. Thus, under optimal growth conditions, the level of morphological integration can reach maximum values, while extreme conditions of existence contribute to the reduction of the morphological integrity of the species. The heterogeneous influence of various stress factors (pollution, soil moisture, continental climate) on the structure of morphological variability was revealed. Depending on the stress factor and the strength of its impact, the type of ontogenetic tactics in the development of signs also changes. Under moderate stress, the level of fluctuating asymmetry increases, and under extreme stress, the level of fluctuating asymmetry decreases, which may be a manifestation of the adaptive strategy of *Salix alba* under extreme



stress. The analysis of adaptive variability of *Salix alba* morphological traits testifies to the manifestation of different types of ontogenetic tactics: convergent tactics is manifested in traits in the samples, where the main stressful factor is the degree of moisture; divergent/convergent tactics is manifested in the features in the samples, where the main stress factor is the level of pollution. For *Salix alba* under stress the protective stress ontogenetic strategy is marked. Ontogenetic strategies of *Salix alba* characterize this species as a competitor.

Keywords: adaptation, variability, ontogenesis, *Salix alba*, extreme environmental factors, Southern Urals.

References

1. Lloyd S. D., Fletcher T. D., Wong T. H. F., Wootton R. M. Assessment of Pollutant Removal Performance in a Bio-filtration System: Preliminary Results. *2nd South Pacific Stormwater Conf.; Rain the Forgotten Resource*, 27–29 June 2001, Auckland, New Zealand, 2001, pp. 20–30.
2. Kulagin A. A., Shagieva Yu. A. *Drevesnye rasteniya i biologicheskaya konservatsiya promyshlenikh zagryaznitelei* [Woody plants and biological conservation industrial pollutants]. Moscow, Nauka Publ., 2005. 190 p.
3. Opekunova M. G., Zakharyan L. S. Heavy metals in the soil-plant system as an indicator of environmental pollution in St. Petersburg. *Protection of Atmospheric Air. Atmosphere*, 2012, no. 1, pp. 40–46 (in Russian).
4. Tanee F. B. G., Albert E. Air pollution tolerance indices of plants growing around Umuebulu Gas Flare Station in Rivers State, Nigeria. *African Journal of Environmental Science and Technology*, 2013, vol. 7, no. 1, January, pp. 1–8.
5. Jusfin S. Yu., Leont'ev L. I., Chernousov P. I. *Promyshlennost' i okruzhayushchaya sreda* [The Industry and the environment]. Moscow, IKTs Publ., 2002. 469 p. (in Russian).
6. Ramdan A. A. Heavy metal pollution and biomonitoring plants in Lake Manzala, Egypt, Pak. *J. Biol. Sci.*, 2003, vol. 6, no. 13, pp. 1108–1117.
7. Chukaeva N. V. Some aspects of the use of bioindication techniques. *Advances in Modern Natural Science*, 2011, no. 8, pp. 78–79 (in Russian).
8. Tarabrin V. P., Ignatenko A. A. O nekotorykh adaptivnykh izmeneniyakh v aminokislotnom obmene rasteniy v period posledstviy fenola [On some adaptive changes in amino acid metabolism of plants during the aftereffect of phenol]. In: *Dendroecologiya, tehnogenez, voprosy ohrany prirody* [Dendroecology, technogenesis, issues of nature protection]. Ufa, BFAN USSR, 1987, pp. 70–77 (in Russian).
9. Kulagin A. Yu. *Ivy: tekhnogenez i problemy optimizatsii narushennykh landshaftov* [Ivy: technogenesis and optimization problems of disturbed landscapes]. Ufa, Gilem Publ., 1998. 193 p. (in Russian).
10. Kulagin A. Yu., Mokin A. A. The Influence of stress on morphological integration in the development of *Salix alba* (L.) traits. *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2012, vol. 12, iss. 2, pp. 86–90 (in Russian).
11. Olsen E., Miller R. *Morphological integration*. Chicago, 1958. 318 p.
12. Zlobin Y. A. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsii rastenii* [Principles and methods of studying coenotic populations of plants]. Kazan, Kazan University Press, 1989. 147 p. (in Russian).
13. Zaitsev G. I. *Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh* [Mathematical analysis of biological data]. Moscow, Nauka Publ., 1991. 182 p. (in Russian).
14. Zakharov V. M. Ontogenesis and population (stability of development and population variability). *Ecology*, 2001, no. 3, pp. 177–191 (in Russian).
15. Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M. Assessment of the vitality of coenopopulations of *Rhodiola iremelica* Bo-riss. on the size spectrum. *Scientific Notes of NTGSPA*, N. Tagil, 2004, pp. 80–85 (in Russian).
16. Zelditch M., Swiderski D., Sheets D., Fink W. *Geometric morphometrics for biologist : a primer*. Oxford, Elsevier Acad. Press, 2004. 444 p.
17. Gelashvili D. B., Lobanova I. V., Erofeeva E. A. Influence of forest pathology of the hanging birch on the value of fluctuating asymmetry of the leaf blade. *Povolzhskiy Journal Ecology*, 2007, no. 2, pp. 106–115 (in Russian).
18. Gasheva N. A. A mathematical representation of leaf shape in studies of the structure of biodiversity of salix. *Bulletin of the Tver State University. Ser. Biology and Ecology*, 2008, vol. 9, pp. 42–46 (in Russian).
19. Suslonov A.V., Svetlakova T. V., Boronnikova S. V. Morfologicheskaya izmenchivost *Poa pratensis* (L.) pri neftyanom zagryaznenii [Morphological variability of *Poa pratensis* (L.) in oil pollution]. *Biologicheskie sistemy: ustoychivost, prinzipy i mekhanizmy funkcionirovaniya: materialy III Vseros. nauch.-prakt. konf.* [Biological systems: stability, principles and mechanisms of functioning: Proceedings of the III all-Russian scientific-practical conference]. Nizhny Tagil, 2010, pp. 229–231 (in Russian).
20. Graham J. H., Whitesell M. J., Fleming M. Fluctuating asymmetry of plant leaves: batch processing with LAMINA and continuous symmetry measures. *Symmetry*, 2015, no. 7, pp. 255–268. DOI: 10.3390/sym7010255
21. Silva H. V., Alves-Silva E., Santos J. C. On the relationship between fluctuating asymmetry, sunlight exposure, leaf damage and flower set in *Miconia fallax* (Melastomataceae). *Tropical Ecology*, 2016, vol. 57, no. 3, pp. 419–427.
22. Yuto C. M. M., Lumogdang L., Tabugo S. R. M. Fluctuating asymmetry as an Indicator of Ecological Stress in *Rhinocypha colorata* (Odonata: Chlorocyphidae) in Iligan City, Mindanao, Philippines. *Entomology and Applied Science Letters*, 2016, vol. 3, no. 1, pp. 13–20.
23. Castrence-Gonzales R. Asymmetry in the shape of the carapace of *Scylla serrata* (Forsskal, 1755) collected from Lingayen Gulf in Luzon. *Philippines Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences*, 2017, vol. 7, no. 3, pp. 55–66.
24. Matondo D. A., Demayo C. G. Shapes of the Abdomen Between Sexes in Two Geographically Isolated Popula-



- tions of *Rana ranina* Using Landmark-Based Geometric Morphometrics and Multivariate Statistics. *Entomology and Applied Science Letters*, 2018, vol. 5, no. 3, pp. 41–47.
25. Shi P., Zheng X., Ratkowsky D. A., Li Y., Wang P., Cheng L. A Simple Method for Measuring the Bilateral Symmetry of Leaves. *Symmetry*, 2018, vol. 10, no. 4, pp. 118. DOI: <https://doi.org/10.3390/sym10040118>
26. Van Dongen S. Human Bodily Asymmetry Relates to Behavioral Lateralization and May not Reliably Reflect Developmental Instability. *Symmetry*, 2018, vol. 10, pp. 117. DOI: <https://doi.org/10.3390/sym10040117>
27. Morozov I. R. *Zaschitnoe lesorazvedenie v ruslakh rek.* [Protective afforestation in riverbeds]. Moscow, Les. prom-st' Publ., 1956. 96 p. (in Russian).
28. Afonin A. A. *Izmenchivost' massovykh vidov iv Yugo-Zapada Rossii: Teoreticheskaya i prikladnaya kalikologiya* [Variability of mass species of willows South-West of Russia: Theoretical and applied salesology]. Saarbrücken, LAP Lambert Academic Publishing, 2011. 182 p. (in Russian).
29. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennyu biologiyu* [Introduction in quantitative biology]. Petrozavodsk, Petrozavodsk State University, 2003. 304 p. (in Russian).
30. Rostova N. S. *Korrelyatsii: struktura i izmenchivost* [Correlations: structure and variability]. St. Petersburg, Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2002. 307 p. (in Russian).
31. *Obzor sostoyaniya zagryazneniya prirodnoy sredy Orenburgskoy oblasti 2011 god* (Review of the state of environmental pollution of the Orenburg region in 2011). Available at: <http://gorodmednogorsk.ru/files/docs/ek2011.pdf> (accessed 8 May 2019).
32. Kurmanova L. G., Kulagin A. Yu. Dynamics of the content and distribution of chemical elements in the waters of the rivers of the Bashkir TRANS-Urals. *Bulletin of the Udmurt University. Biology. Earth Science*, 2012, vol. 1, pp. 3–8 (in Russian).
33. Monitoring sostoyaniya sredy obytaniya i zdorovya naseleniya gorodskogo okruga gorod Ufa Respubliki Bashkortostan [Monitoring of the habitat and health of the population of the urban district of Ufa, Republic of Bashkortostan]. A. A. Kulagin, ed. Ufa, Izd-vo BSPU, 2014. 250 p. (in Russian).
34. Frank D., Klotz S. *Biologisch-okologische Daten zur Flora der DDR*. Halle (Saale), 1990. 167 p.

Cite this article as:

Kulagin A. Yu., Ishbirdin A. R., Tagirova O. V. Adaptive Variability of Willow White (*Salix alba* L.) in the Conditions of Technogenic Pollution of the Environment (South Ural Region). *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2020, vol. 20, iss. 1, pp. 90–101 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-1-90-101>