

ОЦЕНКА
СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ

УДК 574.21:57.022:581.151

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ РАСТЕНИЙ ПО СТАБИЛЬНОСТИ
РАЗВИТИЯ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ
(ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА БЕРЕЗЫ
ПОВИСЛОЙ *Betula pendula* Roth)

© 2020 г. В. М. Захаров*, Е. Г. Шадрин**, Н. В. Турмухаметова***, Е. Н. Иванцова****,
Е. А. Шикалова*****, В. Ю. Солдатова*****, Н. А. Шарова*, И. Е. Трофимов*.*

*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

**Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, просп. Ленина, 41, Якутск, 677980 Россия

***Марийский государственный университет, пл. Ленина, 1, Йошкар-Ола, 424000 Россия

****Губкинский филиал Белгородского государственного технологического университета им. В.Г. Шухова,
ул. Дзержинского, 15А, Белгородская обл., г. Губкин, 309186 Россия

*****Государственный природный биосферный заповедник “Саяно-Шушенский”,
ул. Заповедная, 7, пос. Шушенское, Красноярский край, 662713 Россия

*****Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова,
ул. Белинского, 58, Якутск, 677000 Россия

@E-mail: trofimov@ecopolicy.ru

Поступила в редакцию 26.08.2019 г.

После доработки 25.10.2019 г.

Принята к публикации 25.10.2019 г.

Исследована стабильность развития (по показателям флуктуирующей асимметрии промеров листа) в популяциях березы повислой *Betula pendula* из разных частей ареала при разных антропогенных воздействиях (при воздействии промышленных предприятий на территории Хакасии и в Белгородской обл., а также в урбанизированной среде в Йошкар-Оле, Якутске и Москве). Показано нарастание степени нарушения стабильности развития по мере роста неблагоприятного воздействия, от условно-нормального состояния до критического. В местообитаниях при сходной степени отклонения условий от нормы обнаружена сходная реакция растений, несмотря на значительную пространственную удаленность. Отмечены интегральность и неспецифичность выявляемого ответа в виде изменения уровня стабильности развития при различных неблагоприятных воздействиях.

DOI: 10.31857/S0002332920020113

Результаты мониторинга состояния природных популяций различных видов вызывают значительный практический и теоретический интерес. Актуальность таких исследований нарастает по мере увеличения антропогенного воздействия и последствий изменения климата. Такие исследования позволяют оценить популяционную динамику и эволюционные преобразования конкретных видов и одновременно дают важную информацию о последствиях анализируемого воздействия для биоты и в конечном счете для характеристики качества или здоровья среды.

Перспективный путь решения этой задачи — оценка состояния популяций по уровню гомеостаза развития организма. Это предполагает использование различных подходов, один из которых — исследование стабильности развития организма в природных популяциях — может быть рекомендован

для рекогносцировочной оценки ситуации. В настоящее время имеется достаточное теоретическое обоснование и практическое подтверждение как в ходе лабораторных экспериментов, так и при исследовании природных популяций возможности использования данного подхода для мониторинга состояния природных популяций (Захаров, 1987; Leary, Allendorf, 1989; Palmer *et al.*, 1994; Clarke, 1995; Захаров и др., 2000; Graham *et al.*, 2010). Рост числа таких исследований предполагает рассмотрение возможности сопоставления получаемых данных, определения степени выявляемых отклонений от условной нормы и стабильности получаемых оценок во времени.

Цель работы — оценка модельного вида березы повислой *Betula pendula* в различных регионах как в естественных условиях, так и при разных видах антропогенного воздействия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Оценка воздействия промышленных предприятий проводилась в Хакасии. Материал был собран в окрестностях Саянского алюминиевого завода в 2014–2018 гг., в зоне воздействия и на расстоянии 100 км от предприятия; на территории Саяно-Шушенского биосферного заповедника в 2015–2018 гг. (условный контроль); в Белгородской обл. в 2014–2018 гг., в окрестностях Лебединского горно-обогатительного комбината, в зоне воздействия и на расстоянии 22 км от предприятия, в окрестностях с. Мелавое (условный контроль).

Оценка комплексного антропогенного воздействия в условиях города проводилась в Йошкар-Оле. Материал был собран в 2000 г. в градиенте нарастания степени воздействия в четырех точках: 1 – лесопарк “Сосновая роша” (условный контроль); 2 – микрорайон, зона слабого воздействия; 3 – парк, зона умеренного загрязнения; 4 – окрестности фармацевтического завода, зона основного воздействия. В Якутске материал был собран в 2016 г. в градиенте нарастания степени воздействия в четырех точках: 1 – рекреационная зона, условный контроль; 2–4 – три зоны слабого, умеренного и интенсивного антропогенного воздействия соответственно при главном источнике загрязнения – автотранспорте. В Москве материал был собран в 2015 г. в четырех точках: 1 – парк “Нескучный сад”, условный контроль; 2 – сквер на ул. Зелинского; 3 – в 30 м от Ленинского просп.; 4 – в непосредственной близости к автомагистрали, Ленинский просп., зона основного воздействия.

Материал (по 10 листьев с 10 деревьев) в каждой точке собирался в июле. Стабильность развития оценивалась по величине флуктуирующей асимметрии пяти промеров листа. Сравнение проводилось по интегральному показателю – среднее относительное различие между сторонами на признак (Захаров и др., 2000). В изменчивости этих признаков не было обнаружено свидетельств наличия направленной асимметрии и антисимметрии.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При сравнении двух точек в Хакасии оказалось, что показатель флуктуирующей асимметрии существенно ($p < 0.01$) выше в зоне воздействия по сравнению с условным контролем, причем в каждой точке значение этого показателя практически не меняется в течение всего периода исследования (рис. 1а). Такая же ситуация была выявлена и при сравнении двух точек в Белгородской обл. Высокое значение показателя в зоне воздействия ($p < 0.01$), как и относительно низкое

значение в условном контроле, сохранялось на протяжении периода исследования (рис. 1б).

Значения показателя в градиенте нарастания степени антропогенной нагрузки в Йошкар-Оле возрастают от зоны условного контроля в направлении к зоне основного воздействия при значительных различиях ($p < 0.01$) между значениями в точках 1 и 4 (рис. 2а). При сравнении точек в градиенте нарастания степени антропогенной нагрузки в Якутске также был обнаружен рост значений этого показателя от зоны условного контроля в направлении к зоне основного воздействия при существенных различиях ($p < 0.01$) между значениями в точках 1 и 4 (рис. 2б). В Москве также наблюдается рост значений показателя от точек 1 и 2 (условный контроль), имеющих сходные значения, к точке 4, зоне максимального воздействия ($p < 0.01$) (рис. 2в).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исходя из представлений о стабильности развития естественно ожидать, что низкий уровень флуктуирующей асимметрии как проявление онтогенетического шума будет наблюдаться при относительно оптимальных условиях (Турмухаметова, Шивцова, 2007; Zakharov, Trofimov, 2017; Шадрин, Вольперт, 2018). В данном исследовании к ним, видимо, можно отнести условно контрольные точки первых двух сравнений. Это местообитания, не подверженные каким-либо явным неблагоприятным воздействиям, прежде всего, на особо охраняемых природных территориях (ООПТ): Саяно-Шушенского заповедника и Йошкар-Олы. Значение показателя в точке, принятой в качестве условного контроля в Белгородской обл., несколько выше, что, видимо, связано с определенным уровнем фонового антропогенного воздействия. Это отмечалось и ранее для районов центральной части европейской территории как зоны активного сельскохозяйственного и промышленного производства. Сходное значение показателя наблюдается и в точке условного контроля в Якутске вследствие эколого-географических особенностей территории и фонового уровня загрязнения. Минимальные значения среди исследованных точек в Москве оказываются еще выше, видимо, из-за высокого уровня комплексного антропогенного воздействия в условиях мегаполиса.

Флуктуирующая асимметрия возрастает по мере роста антропогенного воздействия, что отмечается как в Йошкар-Оле и Якутске, так и в Москве. Максимальных значений она достигает в местах наибольшего неблагоприятного воздействия. В данном случае к ним относятся точки в окрестностях крупных промышленных предприятий (это территории в окрестностях Саянского алюминиевого завода, Лебединского горно-обогатительного комбината и в непосредственной

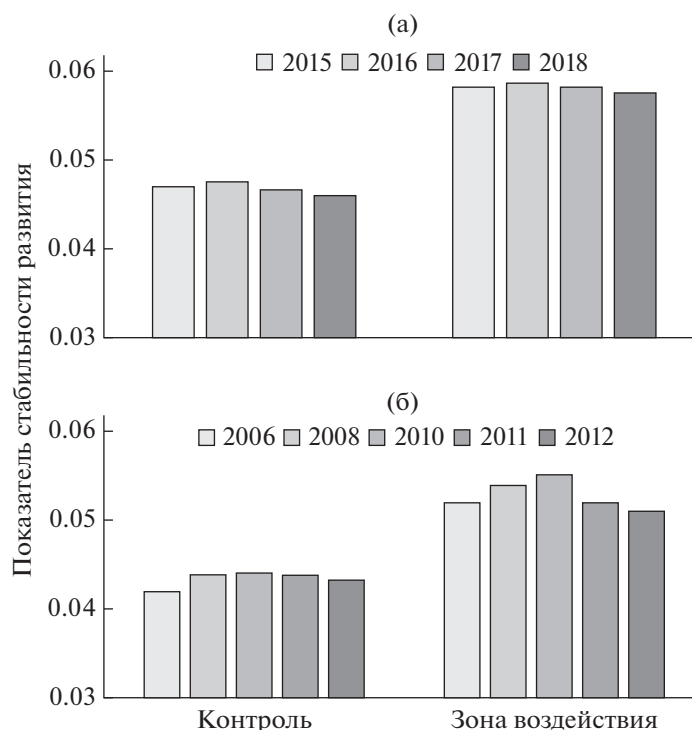


Рис. 1. Значения интегрального показателя стабильности развития (среднее относительное различие между сторонами на признак, оцененное по пяти промерам листа) в популяциях березы повислой *Betula pendula* при воздействии промышленного предприятия. а, б – Республика Хакассия и Белгородская обл. соответственно.

близости к автомагистрали в условиях мегаполиса). В условиях менее серьезного воздействия на территории Йошкар-Олы высокое значение показателя отмечено лишь вблизи предприятия, что соответствует известной картине загрязнения. Йошкар-Ола по уровню загрязнения выглядит как достаточно благополучный город на фоне многих других городов России. В Якутске высокое значение показателя наблюдается в центре города в результате загрязнения, обусловленного автотранспортом (вследствие природно-климатических особенностей и антропогенного воздействия экологическая ситуация в городе оценивается как неблагополучная).

При сравнении полученных данных по предложенной ранее пятибалльной шкале оценки изменения состояния организма от условной нормы по величине интегрального показателя стабильности развития (Захаров и др., 2000) выявленная ситуация выглядит следующим образом:

на уровне первого балла (при значении показателя <0.040), который может быть представлен как условно-нормальное состояние, находятся значения, полученные для растений из местообитаний в естественных условиях или при минимальном уровне антропогенного воздействия;

при росте степени неблагоприятного воздействия величина показателя соответствует 2–4 бал-

лам по мере нарастания отклонения от условно-нормального состояния (диапазон значений 0.040–0.044 – второй балл, 0.045–0.049 – третий балл, 0.050–0.054 – четвертый балл);

на уровне пятого балла (при значении показателя >0.054), соответствующего критическому состоянию, находятся точки, подверженные наиболее сильному неблагоприятному воздействию.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о нарастании степени нарушения стабильности развития по мере роста неблагоприятного воздействия от условно-нормального состояния до критического. При этом в местообитаниях при сходной степени отклонения условий от нормы, наблюдается сходная реакция растений, несмотря на значительную пространственную удаленность. В данном случае это различные местообитания в европейской части России и в Сибири. Важно отметить интегральность и неспецифичность выявляемого ответа в виде снижения стабильности развития в ответ на различные неблагоприятные воздействия (в данном случае это разные виды промышленного производства и комплексное антропогенное воздействие в урбанизированной среде).

Полученные результаты вполне согласуются с общими представлениями о возможной картине внутривидовых различий по стабильности разви-

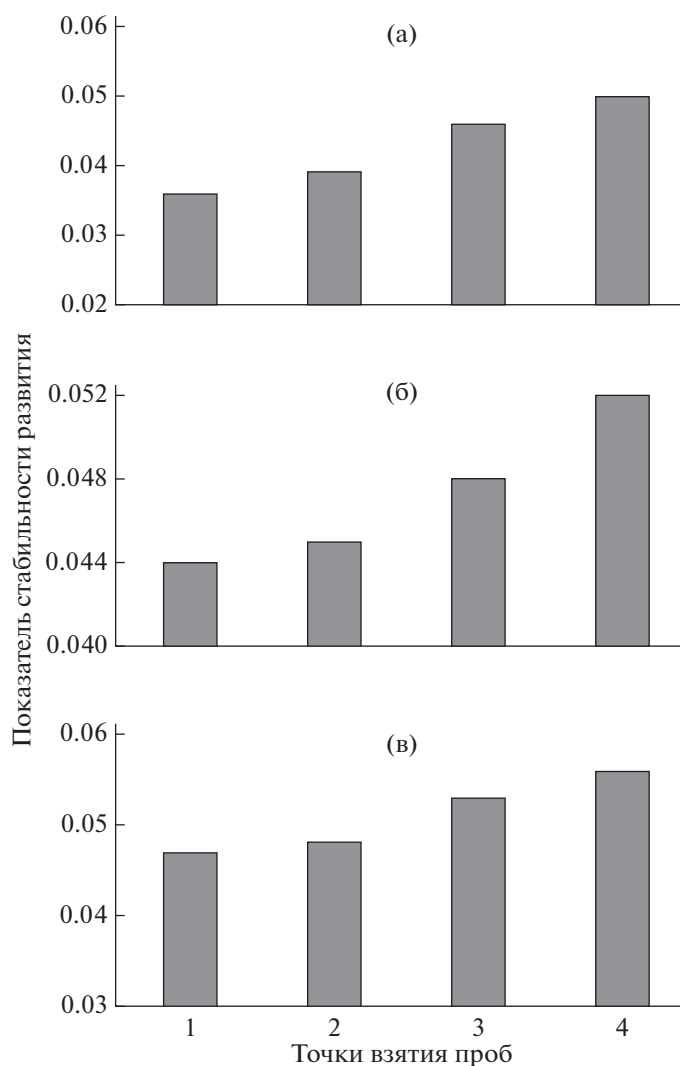


Рис. 2. Значения интегрального показателя стабильности развития (среднее относительное различие между сторонами на признак, оцененное по пяти промерам листа) в популяциях березы повислой *Betula pendula* при нарастании антропогенного воздействия в урбанизированной среде. а–в – Йошкар-Ола, Якутск, Москва соответственно. 1–4 – точки взятия проб.

тия, согласно которой достаточно высокий уровень стабильности развития (относительно низкая величина флуктуирующей асимметрии) наблюдается во многих популяциях вида при относительно оптимальных условиях, при нарушении стабильности развития в неблагоприятных условиях, на экологической периферии ареала вида. В современных условиях все нарастающего антропогенного воздействия и изменения климата все большее число популяций вида оказывается в условиях неблагоприятного воздействия (по сути оказываются в условиях экологической периферии ареала, причем не только на географической периферии, но и в самых различных частях ареала вида). Это относится и к возможным изменениям исследуемого показателя во времени, он остается примерно на том же уровне в неизменных условиях и об-

наруживает соответствующие изменения при усилении или ослаблении определенных неблагоприятных воздействий. Представленные здесь результаты служат подтверждением этого положения.

Полученные данные вносят свой вклад и в развитие общих представлений о возможном соотношении понятий нормы, условного контроля и фонового уровня показателя. Под фоновым состоянием понимается определенный базовый уровень показателя, отмечаемый во многих популяциях на исследуемой территории, относительно которого может быть оценена ситуация в исследуемой точке. Такое фоновое значение показателя обычно используется в качестве условного контроля. На практике это обычно соответствует есте-

ственным условиям на территориях, не подверженных явному воздействию исследуемых факторов. Поиск контроля может осложняться тем, что в большом числе популяций в разных частях ареала значение показателя может отличаться от условно-нормального состояния, характерного для естественных, незатронутых местообитаний, прежде всего, вследствие антропогенного воздействия. Так, применительно к анализу стабильности развития у растений значение показателя, принятое за первый балл, фиксируется на территории естественных местообитаний (преимущественно на особо охраняемых природных территориях). В то же время в качестве фонового уровня, или условного контроля, нередко приходится рассматривать значения показателя на уровне второго балла. В каких-то случаях ситуация может еще более осложняться тем, что вследствие различных причин фоновые значения показателя могут быть на уровне третьего-четвертого балла. В этом случае фоновый уровень уже не может рассматриваться в качестве контроля, поскольку никак не соответствует даже условно-нормальному состоянию. При использовании данного подхода, основанного на имеющихся представлениях об условной норме и ранее разработанной шкале, можно оценить, насколько реальный фоновый уровень на исследуемой территории отличается от условно-нормального состояния.

Проведенный анализ также дает основание для заключения о том, что использование предложенной балльной шкалы представляется вполне оправданным для ориентировочной оценки положения полученных значений в общем возможном диапазоне изменения значений показателя, поскольку, как свидетельствует большой объем полученных данных, соответствует основной зоне перехода от условно-нормального состояния (первый балл), что обычно наблюдается во вполне благополучных естественных местообитаниях, до критического (пятый балл), которое наблюдается в зонах неблагоприятного воздействия, экологического неблагополучия. В каких-то случаях получаемые значения показателя могут быть ниже указанной верхней границы для первого балла или выше указанной нижней границы для пятого балла, что соответствует предложенной схеме ориентировочной оценки степени отклонения исследуемой ситуации от условной нормы. Шкала была составлена на основании ранее накопленного опыта анализа большого числа примеров изменения значений показателя при разных видах воздействия как в естественных, так и в антропогенных условиях. Приведенные здесь данные также свидетельствуют о правомочности и целесообразности использования предложенной пятибалльной шкалы.

В природных популяциях вполне естественно ожидать определенные колебания значений используемых показателей стабильности развития. Но на этом фоне, как свидетельствует проведенное исследование, значения показателя при неизменной ситуации находятся в определенном диапазоне, как на вполне благополучном фоновом уровне в естественных условиях (изменения происходят в пределах 1–2 балла), так и при высокой антропогенной нагрузке (в пределах 4–5 балла).

В данном случае была проведена оценка состояния лишь одного модельного вида при использовании показателя стабильности развития, но так как во многих исследованиях было показано, что такие изменения обычно хорошо согласуются и с картиной изменения других показателей гомеостаза развития в отношении разных видов (Zakharov *et al.*, 2017), полученные данные могут быть использованы для ориентировочной оценки качества среды на исследуемых территориях.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Захаров В.М. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 404–421.
- 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.
- Турмухаметова Н.В., Шивцова И.В. Морфологический подход к оценке состояния среды по асимметрии листа *Betula pendula* Roth и *Fragaria vesca* L. // Лес. вестн. 2007. № 5. С. 140–143.
- Шадрин Е.Г., Вольперт Я.Л. Опыт применения показателей флуктуирующей асимметрии растений и животных для оценки качества среды в наземных экосистемах: результаты 20-летних исследований природных и антропогенно трансформированных территорий // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 1. С. 27–40.
- Clarke G.M. Relationship between developmental stability and fitness: application for conservation biology // Conserv. Biol. 1995. V. 9. P. 18–24.
- Graham J.H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications // Symmetry. 2010. V. 2(2). P. 466–540. <https://doi.org/10.3390/sym2020466>
- Leary P.F., Allendorf F.M. Fluctuating asymmetry as a measure of stress in conservation biology // Trends Ecol. 1989. V. 4. P. 214–217.
- Palmer A.R., Strobeck C., Chippindale A.K. Bilateral variation and the evolutionary origin macroscopic asymme-

tries // Developmental instability: Its origins and evolutionary implications. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1994. P. 203–220.

Zakharov V.M., Trofimov I.E. Morphogenetic approach to estimation of health of environment: Study of developmental stability // Russ. J. Develop. Biol. 2017. V. 48. № 6. P. 369–378.
<https://doi.org/10.1134/S1062360417060066>

Zakharov V.M., Krysanov E.Yu., Pronin A.V., Trofimov I.E. Study of developmental homeostasis in natural populations. Health of environment concept: Methodology and practice of estimation // Russ. J. Develop. Biol. 2017. V. 48. № 6. P. 355–368.
<https://doi.org/10.1134/S1062360417060054>

Assessment of Plant Status by Stability of Development in Natural and Anthropogenic Conditions (Fluctuating Asymmetry of Leaf Characters of Silver Birch, *Betula pendula* Roth)

**V. M. Zakharov¹, E. G. Shadrina², N. V. Turmukhametova³, E. N. Ivantsova⁴, E. A. Shikalova⁵,
 V. Yu. Soldatova⁶, N. A. Sharova¹, and I. E. Trofimov^{1, #}**

¹*Koltzov Institute of Developmental Biology Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia*

²*Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, pl. Lenina 41, Yakutsk, 677980 Russia*

³*Mari State University, pl. Lenina 1, Yoshkar-Ola, 424000 Russia*

⁴*Gubkinsky Branch of Belgorod State Technological University named after V.G. Shukhov, ul. Dzerzhinskogo 15A, Gubkin, Belgorod region, 309186 Russia*

⁵*Federal State Budgetary Institution “State Natural Biosphere Reserve” Sayano-Shushensky “, ul. Zapovednaya 7, pos. Shushenskoye, Krasnoyarsk, 662713 Russia*

⁶*Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education “M.K. Ammosov North-Eastern Federal University”, ul. Belinskogo 58, Yakutsk, 677000 Russia*

[#]*e-mail: trofimov@ecopolicy.ru*

A study was made of the stability of development (in terms of the fluctuating asymmetry of leaf measurements) in populations of silver birch *Betula pendula* from different parts of the range under varying degrees of anthropogenic impact (under the influence of industrial facilities in the territory of Khakassia and the Belgorod region, as well as in the urbanized environment in Yoshkar-Ola, Yakutsk and Moscow). The data obtained show an increase in the degree of developmental stability disturbance as adverse effects increase, from a conditionally normal state to a critical one. In habitats with a similar degree of deviation of conditions from the norm, a similar reaction of plants is observed, despite the considerable spatial remoteness and various kind of impact.