

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

УДК 581.5 + 632.15

Васфилов Сергей Петрович

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕЛЫХ БЕРЕЗ
В УСЛОВИЯХ ВОЗДУШНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

03.00.05. – Ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск – 1988

Работа выполнена в Лаборатории экологических основ охраны и восстановления растительности Отдела экспериментальной экологии и акклиматизации растений Института экологии растений и животных Уральского Отделения АН СССР

Научный руководитель: доктор биологических наук Махнёв А.К.

Официальные оппоненты: доктор сельскохозяйственных наук, профессор Луганский Н.А., кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Шков П.И.

Ведущая организация: Донецкий ботанический сад АН УССР

№ _____ " _____ " _____ 1988 г. в " 13 " _____
_____ специализированного совета Д 002.05.01
_____ на соискание ученой степени доктора наук при Институте _____ : растений и животных УрО АН СССР (620008 г.Свердловск, ул.8 Марта, 202)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института

Автореферат разослан " 22 " _____ 1988 г.

Учёный секретарь
специализированного совета

Нифонтова М.Г.



Актуальность темы. Сегодня в большинстве промышленно развитых стран и регионов остро стоит проблема отрицательного влияния воздушных загрязнителей на биоту и особенно на лесные сообщества, а том числе на основные лесообразующие породы. В связи с этим важной проблемой является изучение ответа популяции, как основного элемента внутривидовой структуры и формы существования вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Шварц, 1980), при длительном воздействии на неё воздушных загрязнителей, чтобы оценить происходящие в ней изменения, и на основе этого иметь возможность прогнозировать судьбу такой популяции, а значит и вида, на территориях подверженных влиянию данного фактора. Однако исследований, посвящённых особенностям внутривидовой изменчивости основных лесообразующих видов, в том числе белых берёз, в условиях воздушного загрязнения пока очень мало.

Цель работы – оценить внутривидовую изменчивость двух широко распространённых на Урале видов берёз по комплексу морфологических и физиологических признаков в условиях воздушного загрязнения и выяснить значение наблюдаемых изменений для устойчивости популяции.

Основные задачи исследования: 1) изучить продолжительность жизни листьев белых берёз и их изменчивость в пределах особи, а также индивидуальную и экологическую (техногенную) изменчивость; 2) оценить сезонную динамику содержания в листьях берёзы поварской хлорофилла, серы и воды; 3) изучить изменчивость линейного прироста побегов, плодородие и качество семян; 4) проанализировать особенности существования смешанных популяций берёз в условиях воздушного загрязнения.

Научная новизна. В условиях воздушного загрязнения вскрыты особенности проявления различных форм изменчивости признаков листьев берез. Впервые исследована специфика изменений морфо-физиологических показателей листа, как основного фотосинтезирующего органа, и последствия этих изменений для особей березы, составляющих популяцию. Установлено, что световые листья, обладающие более ксероморфной структурой, чем теневые, являются и более устойчивыми к воздушным загрязнителям. Впервые на популяционном уровне изучены феноритмы роста и старения листьев двух видов берез. Показано, что в данных условиях может усиливаться конкуренция вегетативной и генеративной сфер, что приводит к дифференциации особей на фертильные и стерильные.

Практическая ценность. Результаты проведённых исследований могут использоваться при разработке методов оптимизации техногенных ландшафтов, в зелёном строительстве и рекультивации нарушенных земель в районах действия промышленных эмиссий.

Апробация. Результаты работы докладывались на IV Сессии по координации ботанических исследований на Урале: "Ботаники Урала - народному хозяйству" (Пермь, 1986); на конференции "Экологические основы рационального использования и воспроизводства лесов Урала" (Свердловск, 1986); на IV Уральской конференции генетиков и селекционеров "Генетика и селекция растений на Урале" (Челябинск, 1987); на конференции молодых учёных "Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов" (Уфа, 1987); на III координационном совещании по КНИП "Урал-экология": "Экологические основы использования и охраны природных ресурсов" (Свердловск, 1988).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 5

работ и 3 работы находятся в печати.

Объём и структура. Диссертация изложена на 116 страницах машинописного текста, содержит 40 таблиц и 37 рисунков. Она состоит из введения, 6 глав, заключения и выводов. Список литературы содержит 279 названий, в том числе 149 иностранных.

ГЛАВА I. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

В историческом аспекте рассматриваются основные концепции механизма действия промышленных кислых газов на растения и устойчивости растений к ним, изложенные в трудах отечественных и зарубежных исследователей (Красинский, 1950; Илькун, 1971, 1978; Кулагин, 1974, 1980; Николаевский, 1979; Гудериан, 1979; Смит, 1985 и др.). Анализируются также данные об особенностях внутривидовой изменчивости растений в условиях воздушного загрязнения. Показано, что исследований в этой области очень мало и что они, как правило, фрагментарны.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования выполнялись на Урале в подзоне южной тайги. Объекты исследования: береза повислая (*Betula pendula* Roth) и береза пушистая (*B. pubescens* Ehrh.). С учетом преобладающих ветров и рельефа района на различном расстоянии от источника эмиссии диоксида серы (ИЭ-1) и источника эмиссии цементной пыли (ИЭ-2) были выбраны загрязнённые (1-3) и условно чистый /контрольный/ (4) участки берёз. Удаление участков 1-4 от ИЭ-1 (ИЭ-2) составляло 1,5 (5,0); 2,0 (4,5); 3,0 (3,0); 11,0 (11,0) км соответственно. В исследовании использовали 205 постоянных модельных деревьев березы повислой и 83 - березы пушистой.

У модельных деревьев замерялись высота и диаметр ствола,

а также определялась открытость кроны в баллах по шкале разработанной автором. Фенологические наблюдения велись по модифицированной нами "Методике фенологических наблюдений" (1975), а обработка полученных данных – по Г.Н.Зайцеву (1984). Исследовали длину и ширину листовой пластинки, а в некоторых случаях и индекс её формы. Отдельно оценивали световые (из периферии кроны) и теневые (из внутренней части кроны) листья. С дерева брали по 8 листьев каждого типа (по два с каждой стороны света) из среднего яруса кроны. Изменчивость в пределах особи детально изучалась на 16 особях берёзы по 3-12 точкам в кроне и по 9-34 листьям в точке. Анализировали также линейный прирост побегов. Плодоношение определяли по А.А.Корчагину (1960). Исследовали вес (массу) и качество семян. Сезонная динамика содержания хлорофилла, общей серы, общей воды и сухой биомассы единицы площади листа исследовалась в 1986 и 1987 гг. в листьях берёзы повислой, произрастающей на I, 3 и 4 участках у 15 деревьев на каждом участке (образцы брали 4 раза за вегетационный период). В листьях определяли суммарное содержание хлорофилла (а + б) по Арнону (Гаврилова и др., 1975), а содержание серы по Д.И.Маслову (1978).

Полученный экспериментальный материал обрабатывался статистически. Использовался дисперсионный анализ: однофакторный и двухфакторный иерархический (Weber, 1967).

ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ВОЗДУШНЫХ ЗАГРЯЗИТЕЛЕЙ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ЛИСТЬЕВ У БЕРЕЗ

Темпы весеннего развития листьев у берёз зависят от погодных условий в период развития. В очень тёплом мае 1987 г., когда сумма среднесуточных температур была в два раза боль-

ше, чем в 1986–1985 гг, срок весеннего развития листьев сократился у березы повислой в 4 раза, а у березы пушистой – в 3 раза на всех участках. Это привело к значительному снижению уровня варьирования наступления весенних фаз в 1987 г у обоих видов берез на всех участках, то есть степень загрязнения практически не сказывалась на уровне варьирования данных признаков в пределах популяции. Самый низкий уровень варьирования у обоих видов берез наблюдался при наступлении фазы L_2 (полное развёртывание листа).

Нахождение осенних фаз у березы повислой влияние изучаемого техногенного фактора (ИЗ-1 + ИЗ-2) было четко выражено. Вклад данного фактора достигал 50%. опережение наступления осенних фаз соответствовало приближению участка к ИЗ-1. Уровень варьирования времени наступления осенних фаз был, как правило, более высоким на загрязнённых участках: у березы повислой коэффициент вариации достигал 75%, а у березы пушистой – 30%, тогда как на контрольном участке он не превышал 20% у обоих видов. опережение начала осеннего раскрашивания листьев (фаза L_3-L_4) на загрязнённых участках у березы пушистой было слабо выражено. Оно проявлялось в основном на I участке за счёт особей, произрастающих в сильно изреженном древостое. Если считать за продолжительность жизни листьев в кроне особей период в днях от появления кончиков листьев из почек (фаза L_1) до наступления фазы L_5 (полное пожелтение листьев в кроне), то в условиях воздушного загрязнения она значительно сокращается (табл. I).

Основными факторами, определяющими внутривидовую изменчивость берез по признаку наступления фаз, главным образом осенних, являются, во-первых, степень удалённости

Таблица I

Продолжительность жизни (дни) листьев у берёз
в условиях воздушного загрязнения

Вид	Номер участка	Год наблюдений		
		1985	1986	1987
Берёза повислая	1	-	129	126
	2	124	133	129
	3	126	132	135
	4	130	146	139
Берёза пушистая	1	-	117	124
	3	-	118	127
	4	117	136	131

групп особей от источника эмиссии (показатель общей загрязнённости воздуха) и, во-вторых, микрoэкологические условия произрастания особей, определяющие степень поглощения загрязнителей данной, конкретной особью, которая в свою очередь зависит от концентрации загрязнителя в воздухе, контактирующем с этой особью (показатель локальной загрязнённости воздуха).

ГЛАВА 4. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У БЕРЕЗ В УСЛОВИЯХ ВОЗДУШНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

4.1. Изменчивость в пределах особи

Для оценки данной формы изменчивости использовали однофакторный дисперсионный анализ (фактор - ярус кроны или сторона света).

Изменчивость размеров световых листьев в пределах осо-

би у обоих исследованных видов и теневые листья у березы повислой зависит, прежде всего, от высоты и диаметра ствола особей: чем больше эти показатели, тем больше изменчивость размеров листьев по ярусам кроны. Так, у крупных особей вклад яруса кроны в изменчивость размеров листьев составлял у березы повислой 39,8–62,7% и у березы пушистой – 47,0–62,7%, причём, не зависимо от степени загрязнения воздуха, листья верхних ярусов кроны у них были всегда меньше, чем листья нижнего яруса. При небольших значениях высоты и диаметра ствола особей берез межярусная изменчивость размеров листьев снижается, а её направленность становится неопределённой.

Изменение размеров световых и теневых листьев, расположенных в одном ярусе кроны у березы повислой, в отличие от березы пушистой, в условиях воздушного загрязнения нередко имеет определённую направленность: наблюдается уменьшение их со стороны кроны, обращённой к И2–I. Например, вклад стороны света в изменчивость размеров листьев у особей березы повислой составлял: на 4 участке II,1–13,2%; на 3 участке 10,9–20,3% и на I участке I4,3–31,5%.

Изменчивость индекса формы листа у березы повислой в пределах особи выражена в меньшей степени, чем изменчивость размеров листьев. На контрольном участке она не наблюдалась для световых листьев, а для теневых отмечалась только по ярусам (вклад фактора составлял 17,7–27,8%). На загрязнённых участках I и 3 она наблюдалась у обоих типов листьев, но на 3 участке только по ярусам (вклад фактора составлял 28,1–50,9%), а на I участке – по сторонам света в нижнем ярусе кроны (вклад фактора составлял для световых листьев 32,8%, а для теневых – 16,6%).

Линейный прирост побегов у особей обоих исследованных

видов берёз доминирует в верхнем ярусе кроны. Очевидно, поэтому основная изменчивость прироста побегов в пределах особи отмечалась по ярусам. Вклад этого фактора составлял на контрольном участке 33,3–72,1% для берёзы повислой и 16,2–30,6% для берёзы пушистой, а на загрязнённых участках –22,7–64,7% и 23,8–88,7% соответственно. Кроме того, у обоих видов берёз на загрязнённых участках в отдельных случаях наблюдалась изменчивость прироста побегов по сторонам света (вклад фактора составлял 21,7–28,4%).

4.2. Индивидуальная изменчивость

Для оценки этой формы изменчивости использовался однофакторный дисперсионный анализ и коэффициент вариации. Известно, что размеры листовой пластинки изменяются в зависимости от степени освещённости листьев (Любименко, Форш, 1923). Поскольку теньные листья у берёзы освещаются менее равномерно, чем световые, то индивидуальная изменчивость берёз по размерам теньных листьев оказалась больше, чем по размерам световых: у берёзы пушистой в 1,5 раза, а у берёзы повислой в 1,2 раза. Таким образом, свет является мощным фактором, влияющим на уровень индивидуальной изменчивости берёз по размерам листьев. У обоих видов берёз уровень индивидуальной изменчивости по размерам теньных листьев зависит от открытости кроны особей в меньшей степени, чем уровень её по размерам световых листьев. Большая индивидуальная изменчивость по размерам теньных листьев у берёз связана, скорее всего, с их менее ксероморфным строением, что снижает устойчивость теньных листьев к воздушным загрязнителям и повышает изменчивость их размеров.

Отмечается погодичная флуктуация индивидуальной изменчивости. Это связано, очевидно, с влиянием погодных условий на размеры почек и листьев, а также на степень загрязнения участков. К тому же погодные условия влияют на поглощение загрязнителей листом (Гудериан, 1979).

В целом, в условиях воздушного загрязнения индивидуальная изменчивость, оцениваемая с помощью дисперсионного анализа, как правило, возрастает у обоих видов берёз, хотя у берёзы пушистой она возрастает в большей степени. Возможно, это связано с меньшей устойчивостью этого вида к данному фактору. Оценка индивидуальной изменчивости по коэффициенту вариации (Мамаев, 1973; Махнёв, 1969 и др.) для берёзы повислой в условиях воздушного загрязнения оказалась менее показательной, чем по результатам дисперсионного анализа, тогда как для берёзы пушистой прослеживалась определённая тенденция увеличения коэффициента вариации по мере приближения участков к ИЭ-1 (табл.2). На контрольном участке индивидуальная изменчивость была близкой у обоих видов берёз при оценке её этими двумя способами.

Увеличение индивидуальной изменчивости берёз по размерам листьев в условиях действия техногенного фактора объясняется очевидно, несколькими причинами: 1) значительным влиянием воздушных загрязнителей на размеры листьев; 2) неравномерностью распределения загрязнителей: а) в конкретном древостое; б) в различные сезоны вегетации; 3) своеобразием ответной реакции отдельных особей на воздействие загрязнителей.

Таблица 2

Оценка индивидуальной изменчивости берёз по ширине теневых листьев с помощью однофакторного дисперсионного анализа /вклад фактора, %/ (А) и коэффициента вариации %/ (Б)

Номер участка	Берёза повислая			Берёза пушистая		
	Год исследования					
	1985	1986	1987	1985	1986	1987
А						
1	24,9	65,6	52,2	62,8	79,2	68,0
2	28,3	52,5	58,6	-	-	-
3	35,6	50,1	71,4	51,1	61,7	62,3
4	44,1	47,2	49,3	37,4	46,0	42,5
Б						
1	9,6	14,6	11,1	14,5	17,9	15,7
2	8,5	10,5	12,3	-	-	-
3	8,4	9,8	14,0	10,6	12,4	11,7
4	9,2	8,8	9,8	8,8	8,8	8,4

4.3. Экологическая (техногенная) изменчивость

По мере усиления загрязнения воздуха диоксидом серы (приближение участков к ИЭ-1) размеры листьев у берёз, как правило, уменьшались, причём у берёзы повислой теневые листья уменьшались в большей степени, чем световые; то есть теневые листья являются как бы более чувствительными к воздушным загрязнителям. Вклад техногенного фактора в изменчивость размеров теневых листьев у берёзы повислой составлял 7,5-49,9%, а в изменчивость размеров световых - 0-28,1%. У берёзы пушистой таких различий не получено. Например, вклад техногенного фактора в изменчивость размеров световых листьев

у неё в 1985-1986 гг составлял 16,2-29,9%, а в изменчивость теневых листьев - 17,9-30,0%. У берёзы пушистой техногенная изменчивость по размерам листьев обоих типов была близка к изменчивости световых листьев у берёзы повислой. В 1985 г на фоне значительного загрязнения воздуха цементной пылью наблюдалось усиление отрицательного действия ИЭ-1 на размеры световых листьев (в сторону их уменьшения) у обоих видов берёз на 3 участке, наименее удалённом от ИЭ-2. После постановления фильтров зимой 1985-1986 гг этого явления не отмечалось.

В условиях сильного загрязнения (1,5 км от ИЭ-1) в популяциях берёз (повислой в большей степени, чем пушистой) наблюдается резкое увеличение доли особей с выравненными размерами световых и теневых листьев, что прежде всего связано с сильной изреженностью крон особей в этих условиях. Меньший процент таких деревьев у берёзы пушистой объясняется тем, что большинство их произрастает в сомкнутом древостое, что в свою очередь связано, очевидно, с меньшей устойчивостью берёзы пушистой по сравнению с берёзой повислой к воздушным загрязнителям в условиях изреженного древостоя.

4.4. Соотношение различных форм изменчивости у берёзы повислой

Анализ структуры изменчивости (световые листья), выполненный с помощью дисперсионного иерархического анализа, показал, что наибольшую долю в общую дисперсию вносит внутрикронная изменчивость (47,1-60,4%), несколько меньшую долю составляет индивидуальная (32,5-39,4%) и минимальную долю - экологическая (техногенная) изменчивость (0,2-13,4%). В общих чертах это соответствует данным для природных популяций дуба (Семериков, 1976) и берёзы (Махнёв, 1987).

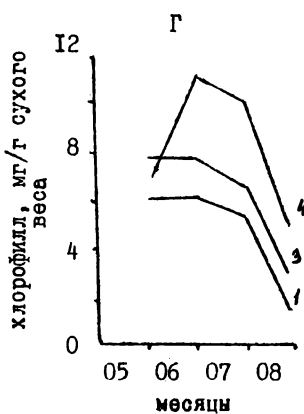
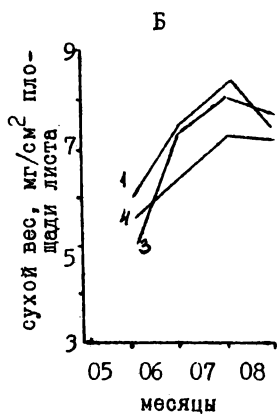
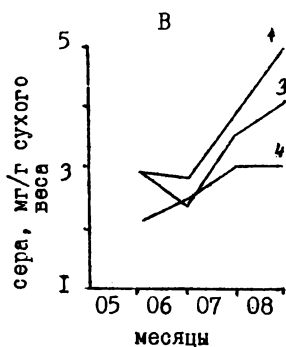
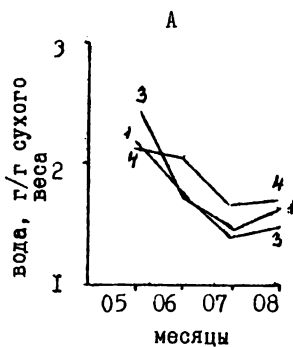
ГЛАВА 5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИСТА БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ В УСЛОВИЯХ ВОЗДУШНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

5.1. Динамика содержания общей воды и сухой биомассы единицы площади листа

При расчете содержания воды на единицу площади листа ($\text{мг}/\text{см}^2$) влияние изучаемого техногенного фактора в 1986 г на этот показатель не выявлено для обоих типов листьев. В 1987 г (первая половина сезона жаркая и несколько засушливая) влияние техногенного фактора на данный показатель обнаруживалось, но в меньшей степени, чем при расчете воды на единицу сухого веса ($\text{г}/\text{г}$). При последнем способе расчета содержания воды влияние данного фактора прослеживалось и в 1986 г, вклад фактора достигал 70%. В целом влияние изучаемого фактора на содержание общей воды было сильнее выражено для теневых листьев по сравнению со световыми.

Содержание воды на единицу сухого веса изменялось в оба года практически в одном и том же интервале от 2,7 до 1,3 $\text{г}/\text{г}$, тогда как при расчете содержания воды на единицу площади листа диапазоны были различны: в 1986 г — от 13,0 до 11,4 $\text{мг}/\text{см}^2$, а в 1987 г — от 11,7 до 9,7 $\text{мг}/\text{см}^2$

Характер сезонной динамики содержания общей воды на единицу сухого веса в оба года исследования был близок у обоих типов листьев на всех трёх участках (рисунок). В оба года во время всего сезона на участках 3 и 4 содержание воды на единицу сухого веса в теневых листьях было достоверно выше, чем в световых. На участке I это было выражено в оба года в начале июня и июля, а в 1987 году — ещё и в начале августа. На загрязнённых участках содержание воды на единицу площади листа было выше, чем на контрольном, тогда как содержание воды на



Сезонная динамика содержания в листьях березы повислой общей воды (А), сухой биомассы единицы площади листа (Б), общей серы (В) и хлорофилла / $a + b$ / (Г) в условиях загрязнения воздуха диоксидом серы

А, Б, В - световые листья; Г - теневые листья

единицу сухого веса, наоборот, было ниже на загрязнённых участках. Возрастание содержания воды на единицу площади листа в условиях воздушного загрязнения связано с увеличением здесь толщины листа. При расчете содержания воды на единицу сухого веса в оба года наблюдалась, как правило, достоверная положительная корреляция (коэффициент корреляции достигал +0,80) этого показателя с расстоянием до ИЭ-1, причем для теневых листьев эта связь была более сильной, чем для световых. Полученные данные свидетельствуют о том, что в условиях воздушного загрязнения водный режим у теневых листьев нарушается сильнее, чем у световых. Это согласуется с данными В.П.Тарабрина (1980).

Сухая биомасса единицы площади листа в сезоне сначала растёт, а в конце вегетации (почти весь август) остаётся практически постоянной (рисунок). На контрольном участке в оба года исследования в течение всего сезона этот показатель у световых листьев был достоверно больше, чем у теневых. Это было характерно для участка 3 в 1987 году, а в 1986 г - для участков 1 и 3 только в начале июня и июля, а для участка 1 - ещё и в начале июня и начале августа 1987 года. Так как сухая биомасса единицы площади листа в первом приближении отражает толщину листовой пластинки, то в условиях воздушно-го загрязнения толщина теневых листьев приближается к толщине световых.

Влияние техногенного фактора на сухую биомассу единицы площади листа было выражено в оба года исследования, причём для теневых листьев оно было выражено сильнее, чем для световых. В 1987 г это влияние проявлялось сильнее, чем в 1986 г для обоих типов листьев. В оба года в течение большей части

сезона, а для теневых листьев в течение всего сезона, отмечалась отрицательная связь этого параметра с расстоянием до ИЭ-1 (коэффициент корреляции достигал $-0,76$).

5.2. Постоянство содержания органической серы

В результате анализа световых листьев, собранных во второй половине августа 1985 г на всех участках со 184 деревьев обоих видов берёз (каждое дерево анализировалось отдельно) установлено постоянство содержания органической серы. В листьях берёзы повислой содержалось $1,3 \pm 0,1$ мг элементарной серы на г сухого веса, а у берёзы пушистой — $1,2 \pm 0,1$. Данный феномен отмечался рядом авторов для других видов растений (Thomas, 1943; Schmallfuss, 1964; Cowling, Koziol, 1978).

5.3. Динамика содержания общей серы

При расчете на единицу сырого веса и единицу площади листа содержание общей серы в световых листьях было практически всегда несколько выше (в 25% случаев достоверно), чем в теневых в оба года исследования. Характер сезонной динамики содержания серы на загрязнённых и контрольном участках в 1986 г был различным (рисунок). В общих чертах это соответствовало характеру динамики сухой биомассы единицы площади листа. В 1987г активное накопление серы наблюдалось только в начале вегетации (июнь) и в дальнейшем этот уровень (для каждого участка свой) сохранялся до конца вегетации (начало сентября), однако содержание серы в листьях на загрязнённых участках в течение всего сезона было значительно выше, чем на контрольном участке. Влияние техногенного фактора на содержание общей серы проявлялось в оба года исследования, вклад

фактора достигал 80%. Оно было менее выражено при расчете содержания серы на единицу сухого веса, что, вероятно, связано с влиянием данного фактора на содержание общей воды и сухую биомассу единицы площади листа. Наблюдалась отрицательная связь содержания общей серы с расстоянием до ИЭ-1 (коэффициент корреляции достигал $-0,78$).

Полученные данные свидетельствуют о том, что даже в начале вегетации (начало июня) содержание общей серы в листьях превышает потребность их в ней. Поэтому путь использования поглощённого листом диоксида серы для синтеза органики, как один из возможных путей детоксикации этого загрязнителя воздуха в клетках тканей листа, следует исключить.

5.4. Динамика содержания хлорофилла

При расчете содержания хлорофилла на единицу сухого веса в оба года исследования просматривалась довольно очевидная тенденция более высокого содержания хлорофилла в теневых листьях по сравнению со световыми, причём была выражена тенденция сближения содержания хлорофилла в световых и теневых листьях по мере приближения участков берёз к ИЭ-1. Например, в среднем за сезон 1987 г разность содержания хлорофилла (мг/г сухого веса) между теневыми и световыми листьями составляла на контрольном участке 1,6; на участке 3 - 0,6 и на участке 1 - 0,4. Характер сезонной динамики содержания хлорофилла был близким у обоих типов листьев, а загрязнённые и контрольные участки отличались уровнями его содержания: чем ближе находился участок к ИЭ-1, тем ниже был этот уровень (рисунок). Однако предполагаемого усиления снижения содержания хлорофилла в сезоне по мере накопления серы в листьях в условиях воздушного загрязнения практически не наблюдалось.

На загрязнённых участках, как правило, не отмечалось увеличения содержания хлорофилла в листьях берёзы в июне. Это было характерно только для контрольного участка, на котором в конце периода роста содержания хлорофилла его количество было почти в два раза выше, чем в условиях загрязнения. Влияние техногенного фактора на этот показатель было выражено в оба года исследования, вклад фактора достигал 86%, а коэффициент корреляции между содержанием хлорофилла (при расчете его на единицу сухого веса) и расстоянием до ИЭ-1 достигал +0,90.

ГЛАВА 6. РОСТ И ПЛОДОНОШЕНИЕ БЕЛЫХ БЕРЁЗ В УСЛОВИЯХ ВОЗДУШНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Влияние техногенного фактора на прирост побегов было выражено во все три года исследования у обоих видов берёз, причём в 1985 г вклад этого фактора составлял 30-39%, а в 1986-1987 гг - 10-28%. Снижение выбросов ИЭ-2 способствовало увеличению прироста побегов у обоих видов на участке 3 (наименее удалённом от ИЭ-2). На контрольном участке у берёзы повислой отмечалась отрицательная связь между высотой ствола и линейным приростом побегов (коэффициент корреляции был равен -0,42; $p < 0,01$). На загрязнённых участках такой связи не наблюдалось, как не отмечалось и увеличения прироста побегов, в отличие от контрольного участка, с повышением степени открытости кроны.

Из-за массового подмерзания листьев и генеративных органов в мае 1986 г влияние техногенного фактора на плодоношение берёз не проявилось, тогда как в 1985 и 1987 гг оно было выражено у обоих видов, вклад фактора составлял для берёзы повислой 52 и 35%, а для пушистой - 64 и 42% соответственно.

Влияние загрязнения воздуха на вес семян отмечено только для берёзы повислой в 1985 г (вклад фактора составил 21%). Тем не менее у берёзы пушистой, в отличие от берёзы повислой, в 1985 и 1986 гг самые крупные семена встречались на контрольном участке. На энергию прорастания и всхожесть семян у берёзы пушистой влияния техногенного фактора не отмечалось, тогда как у берёзы повислой его вклад в изменчивость этих признаков составлял II-25%.

В условиях сильного загрязнения воздуха (участок I) у ряда особей берёзы повислой наблюдались отклонения (в большую сторону) по величине линейного прироста побегов, степени плодоношения и весу семян на фоне общего уменьшения этих показателей в данных условиях. Подобные отклонения отмечались и ранее (Тарчевский, 1964; Шкарлет, 1974 и др.). Наблюдаемое явление можно объяснить, используя ряд литературных данных (Допп, 1931; Nelson, 1963; Курсанов, 1976 и др.), тем, что в условиях хронического загрязнения воздуха диоксидом серы отношения между потребляющими ассимиляты органами растения обостряются. Так, на участке I у берёзы повислой выявлена отрицательная связь между степенью плодоношения и приростом побегов (коэффициент корреляции достигал $-0,62$; $p < 0,001$). На других менее загрязнённых участках такой связи не обнаружено. Обострение конкуренции за ассимиляты между вегетативной и генеративной сферами у этого вида берёзы привело к дифференциации особей на фертильные и стерильные, причём у стерильных особей прирост побегов оказался выше, чем у фертильных во все три года исследования (табл.3). Характерной чертой стерильных особей является аномальное побегообразование - наличие на скелетных ветвях своеобразных пучков побегов.

Таблица 3

Прирост побегов у берёзы повислой с учётом степени
плодоношения на I опытном участке

Год исследования	Кол-во особей	Плодоношение (баллы)	Диаметр ствола (см)	Высота ствола (м)	Открытость кроны (баллы)	Прирост побегов (мм)	
						$M \pm m$	$v, \%$
Группа стерильных особей							
1985	13	0	17,3	10,8	4,2	123 ± 8	25
1986	13	0	17,3	10,8	4,2	69 ± 4	22
1987	9	0	17,3	10,7	4,1	70 ± 6	24
Группа фертильных особей							
1985	9	1,3	17,8	11,1	3,8	74 ± 9	35
1986	16	2,1	17,1	11,0	3,9	50 ± 4	29
1987	13	1,5	18,1	11,2	3,8	58 ± 3	19

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведённого исследования показали, что в условиях действия техногенного фактора (загрязнение воздуха) в популяциях исследованных видов берёз на различных уровнях организации происходят значительные изменения, степень которых зависит от уровня загрязнения. В этих условиях можно выделить несколько уровней снижения продуктивности фотосинтеза: 1) уровень клетки – снижение содержания общей воды и хлорофилла; 2) уровень метамерного органа – уменьшение размеров листьев и продолжительности их жизни в сезоне; 3) уровень организма – уменьшение размеров особей, освещённость и редуцированность кроны; 4) уровень субпопуляции – снижение продуктивности отдельных групп особей. В результате снижения продуктивности фотосинтеза вегетативная и ге-

неративная сфера особей берез, произрастающих в данных условиях, испытывают хронический недостаток ассимилятов для своего нормального функционирования. Это приводит к обострению конкуренции за них между данными сферами в пределах особи. Вследствие этого в популяции березы повислой, в отличие от березы пушистой, имеющей своеобразную экологическую нишу, явно выражена дифференциация особей на фертильные и стерильные. В первой группе доминирует генеративная сфера, а вегетативная очень ослаблена, во второй группе практически безраздельно господствует вегетативная сфера.

Урожай и качество семян, сформировавшихся в условиях воздушного загрязнения, потенциально способны обеспечить самовоспроизведение популяции, что свидетельствует об относительной устойчивости белых берез в данных условиях.

ВЫВОДЫ

1. В условиях хронического загрязнения воздуха изменчивость размеров листьев внутри кроны у белых берез уменьшается прежде всего из-за снижения размеров деревьев. Напротив, индивидуальная изменчивость по размерам листьев, как правило, увеличивается, причём у березы пушистой в большей степени, чем у березы повислой.

2. Экологическая (техногенная) изменчивость по размерам листьев имеет типичный клинальный характер: уменьшение их (теневых в большей степени, чем световых) по мере приближения к источнику эмиссии диоксида серы.

3. Амплитуда изменчивости размеров листьев у берез уменьшается при переходе от внутрисрорганизменного уровня к индивидуальному, а затем к групповому, связанному с техногенным

фактором, что в общих чертах соответствует структуре изменчивости в обычных условиях.

4. Продолжительность жизни листьев берёз в сезоне сокращается на 4–19 дней, главным образом за счёт преждевременного наступления осенних фаз, причем у березы пушистой в большей степени, чем у березы повислой.

5. В течение большей части вегетационного сезона наблюдалась коррелятивная связь расстояния до источника эмиссии диоксида серы с содержанием хлорофилла (положительная), общей воды (положительная) и общей серы (отрицательная) в световых и теневых листьях березы повислой. В целом по комплексу изученных признаков световые листья у этого вида берёзы менее восприимчивы к воздушным загрязнителям, чем теневые.

6. В условиях хронического загрязнения воздуха функционирование вегетативной сферы ослабляется у обоих видов берёз. Судя по степени плодоношения это характерно также и для генеративной сферы. Однако отрицательное влияние техногенного фактора на качество семян обнаруживается только у берёзы повислой. В целом по комплексу изученных признаков берёза пушистая проявляла меньшую устойчивость к техногенному фактору, чем берёза повислая.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Васфилов С.П. Соотношение линейных размеров световых и теневых листьев у берёзы бородавчатой в условиях промышленной эмиссии диоксида серы // Ботанические исследования на Урале. Информационные материалы. – Свердловск, 1986. – С.121.

2. Васфилов С.П. Линейный прирост побегов у двух видов берёз в условиях эмиссии диоксида серы // Экологические осно-

вы рационального использования и воспроизводства лесов Урала. Информационные материалы. – Свердловск, 1986. – С.84–85.

3. Махнев А.И., Васфилов С.П. Плодоношение и качество семян белых берёз в окрестностях медеплавильного завода // Экологические основы рационального использования и охраны природных ресурсов. Информационные материалы. – Свердловск, 1987. – С.120.

4. Васфилов С.П. Содержание серы в листьях двух видов берёз, произрастающих в условиях эмиссии диоксида серы // Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов. – Уфа, 1987. – С.33.

5. Васфилов С.П. Изменчивость размеров листьев берёзы повислой в условиях промышленного загрязнения воздуха // Исследования по генетике и селекции растений на Урале. Информационные материалы. – Свердловск, 1987. – С.109–III.

Васфилов

НС 18110 ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 7/1У 1988 г. ФОРМАТ 60x84 1/16
ОБЪЕМ 1,0 ПЕЧ.Л. ТИРАЖ 100 ЗАКАЗ 501
ЦЕХ № 4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ",
СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20