ВИСИМСКИЙ ЗАПОВЕДНИК

Материалы научной конференции,
посвященной 35-летию Висимского заповедника;
Екатеринбург, 2–3.10.2006 г.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ВИСИМСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Екатеринбург, 2006

МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ РФ
ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА ПО НАДЗОРУ В СФЕРЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ
ГУ «ВИСИМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ ЗАПОВЕДНИК»

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ФГУ «ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ»

ИЗДАНИЕ НАСТОЯЩЕГО СБОРНИКА ПОСВЯЩАЕТСЯ
90-ЛЕТИЮ ЗАПОВЕДНОЙ СИСТЕМЫ РОССИИ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ВИСИМСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Материалы научной конференции,
посвященной 35-летию Висимского заповедника
(Екатеринбург, 2–3.10.2006 г.)

ЕКАТЕРИНБУРГ

2006

ББК
Э XX
УДК 502.4:577

Ответственный редактор: Ю. Ф. Марин

Редколлегия: А. С. Мишин (председетель), Ю. Ф. Марин, Л. В. Марина,
Р. З. Сибгатуллин, Н. Л. Ухова, Н. В. Беляева

Э XX **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ВИСИМСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ. Материалы научной конференции, посвященной 35-летию Висимского заповедника (Екатеринбург, 2–3.10.2006 г.).** Отв. редактор.Ю. Ф. Марин. — Екатеринбург: Сред.-Урал. кн. изд-во. Новое время, 2006. — 336 с.: 77 ил.

ISBN 5–7450–0473–8

Сборник включает материалы авторов, как правило, много лет работавших на территории Висимского заповедника и, выполненных сотрудниками заповедника, специалистами института экологии растений и животных УрО РАН, а также учеными из других учреждений.

Обсуждаются общие проблемы организации и функционирования заповедника: охрана природного комплекса, научная работа и экомониторинг, экопросвещение. Блок результатов исследований включает такие области, как лесоведение, почвеведение, динамические процессы всех ярусов леса после катастрофических явлений, сукцессионные процессы, биологическое разнообразие (беспозвоночные животные, миксомицеты, базидиальные грибы и сосудистые растения), морфофизиология, фенетика, экология ряда групп растений и животных.

Широкий спектр научных статей отражает разностороннее и комплексное изучение эталонной природной территории Висимского биосферного заповедника, а также ведущегося здесь многие годы локального экологического мониторинга. Эти материалы наглядно показывают высокую флористическую и фаунистическую изученность Висимского заповедника, выполнение на его территории широкого фронта комплексных (в том числе междисциплинарных) экологических исследований.

Публикации в настоящем сборнике могут быть полезны как ученым самых различных специальностей, так и организациям, занимающимся контролем состояния природной среды. Интересен он будет также преподавателям и студентам различных ВУЗов.

ISBN 5–7450–0473–8

© Коллектив авторов, 2006
© Висимский заповедник, 2006
© Лаборатория издательских технологий, 2006 (оформление)

УДК 574.21: 581.454

Феногенетический мониторинг березы повислой (*Betula pendula*): оценка качества среды в Висимском заповеднике и в зоне влияния техногенных поллютантов от предприятий цветной металлургии

А. Г. Васильев [1], Ю. Ф. Марин [2], И. А. Васильева [1]

[1] — *Институт экологии растений и животных УрО РАН, vag@ipae. uran. ru*

[2] — *Висимский государственный природный заповедник, marin@002.ru*

Разработана новая методика индивидуальной оценки и соотношения компонент дисперсии общей асимметричности: направленной и флуктуирующей ассимметрии на примере структурных элементов листьев березы повислой (строения зубчиков и жилок — денто-венальных элементов — двелов). Проведен феногенетический мониторинг березы повислой на уровне отдельных особей и их групп, как на заповедных (Висимский заповедник), так и на техногенно нарушенных территориях в зонах влияния предприятий цветной металлургии (КМК и СУМЗ). Выявлена высокая эффктивность методики при оценке стабильности развития листьев березы. Опираясь на использование флуктуирующей асимметрии (FA) двеллярной структуры листьев березы повислой, можно разработать шкалу, указывающую на уровень нестабильности развития отдельного дерева или их группы. Уже сейчас можно полагать, что превышение критической величины $FA^2 = 0{,}40$ указывает на неблагоприятные условия морфогенеза конкретного дерева, а значения 0,70–0,80 свидетельствуют о том, что растение произрастает в зоне сильного техногенного воздействия.

Проблема экспресс-оценки качества окружающей среды с использованием методов, учитывающих биологическую реакцию основных биотических компонентов экосистем на воздействие техногенных поллютантов, чрезвычайно актуальна, поскольку позволяет выявить пределы толерантности организмов и разработать основы экологического нормирования предельно допустимых уровней техногенного загрязнения среды (Большаков, Садыков, 1988; Воробейчик и др., 1992; Воробейчик, 2004). В этой области в последние годы широко используется метод косвенной оценки качества среды на основе показателей стабильности развития организмов, учитывающих проявление флуктуирующей асимметрии (ФА) билатеральных признаков (Захаров, 1982, 1987; Pankakoski, 1985; Palmer, Strobeck, 1986, 1992; Parsons, 1990, 1992; Захаров и др., 1993, 2000; Kozlov et. al., 1996; Graham et al., 1998; Valkama, Kozlov, 2001; и др.). Параллельно разрабатываются и совершенствуются статистические методы оценки флуктуирующей асимметрии (Zakharov, 1992; Palmer, 1994; Møller, Swaddle, 1997; Leung et. al., 2000; Lens et al., 2002; Гелашвили и др., 2004; и др.). Однако наряду с достигнутыми большими успехами до сих пор существует множество проблем и противоречивых результатов, способствующих длительной непрекращающейся дискуссии о природе и интерпретации явления флуктуирующей асимметрии (Palmer, 1996; Møller, Swaddle, 1997; Anne et al., 1998; Debat, David, 2001; Lens et al., 2002; и др.).

В настоящее время известно более 15 индексов для оценки флуктуирующей асимметрии (только в работе Дж. Палмера (Palmer, 1994) перечислено 13 наиболее известных). Следует заметить, что при этом обычно применяются групповые индексы, характеризующие как отдельные признаки, так и их совокупность для выборки в целом. Д. Б. Гелашвили с соавт. (2004) недавно предложили оригинальный нелинейный метод оценки ФА, при котором нормировка осуществляется одновременно с процедурой свертки. Индивидуальные оценки флуктуирующей асимметрии, позволяющие оценить стабильность развития отдельной особи до настоящего времени не применялись, хотя один из таких индексов хорошо известен — ЧАПО, или FAnm (Захаров, 1987; Markowski, 1995). Он рассчитывается как среднее число асимметрично проявившихся билатеральных признаков у особи. Затем, однако, значение этого индекса усредняется для всей выборки (Захаров, Кларк, 1993; Захаров и др., 2000). Этот индекс используется для неметрических и меристических признаков и характеризует, по нашим представлениям, величину общей асимметричности особи или группы особей. Серьезной проблемой является вычленение из об-

щей асимметричности компонент направленной и флуктуирующей асимметрии (Palmer, 1994). Следует заметить, что при оценке флуктуирующей асимметрии обычно используют метрические билатеральные признаки, которые отражают неодинаковые скорости роста антимерных частей биологических объектов и связаны главным образом с изменением их формы. При этом часто игнорируются структурные изменения. Иными словами, анализируются размеры и форма, но не структура. По нашим наблюдениям ростовые процессы очень слабо связаны с флуктуирующей асимметрией структур. Форма объекта может изменяться в весьма широком диапазоне, сохраняя при этом одну и ту же структуру своих частей и их элементов. Поэтому важна параллельная оценка пригодности для целей биомониторинга индексов флуктуирующей асимметрии как метрических, так и структурных признаков.

В качестве модельного объекта при изучении флуктуирующей асимметрии во многих работах используются виды белых берез секции Albae Regel. (Кряжева и др., 1996; Kozlov, et al., 1996; Valkama, Kozlov, 2001; и др.). Мы попытались на примере березы бородавчатой или повислой (*Betula pendula* Roth.), произрастающей в относительно чистых условиях на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника и в зоне влияния техногенных поллютантов крупных медеплавильных предприятий — Кировградского медеплавильного комбината (КМК) и Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) изучить проявления структурных нарушений жилкования листа. Это позволило оценить и соотнести друг с другом индивидуальные оценки дисперсий общей, направленной и флуктуирующей асимметрии на уровне отдельных листьев и деревьев, а также в целом по выборкам, взятым из локалитетов с разной степенью техногенного воздействия.

Цель работы состояла, поэтому, в проведении феногенетического мониторинга березы повислой на уровне отдельных особей и их групп, как на заповедных, так и на техногенно нарушенных территориях в зонах влияния КМК и СУМЗ. Основной задачей при этом была разработка методики индивидуальной оценки и соотношения компонент дисперсии общей асимметричности: направленной и флуктуирующей ассимметрии жилок и зубчиков листьев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ

Материал — листья березы повислой с укороченных побегов (брахибласты) — собирали в июле-августе 2002–2004 гг. В июле-августе 2002 г. получен материал из трех локалитетов вблизи СУМЗа: 1 – СУМЗ — импактный участок в 0,5 км от завода; 2 – Буфер-СУМЗ — буферный участок в 3 км от завода; 3 – Контроль-СУМЗ — контрольный участок в 30 км от завода. Сбор листьев в Висимском заповеднике проведен в августе 2002 г.: 4 – Висим-101 – участок в кв. 112 (здесь и далее №№ кварталов по лесоустройству 2000 г.); 5 – Висим-140 – в кв. 140 на южном склоне г. Б. Сутук, а также в июле 2004 г. на трех участках: 6 – Висим-2 – в 35 км на запад от г. Кировграда (северная сторона дороги); 7 – Висим-2д — там же (южная сторона дороги, в 150 м от предыдущего участка); 8 – Висим-4 – в 25 км к западу от г. Кировграда. Сборы листьев березы на территории, примыкающей к КМК, проведены в июле 2004 г.: 9 – КМК-15 – участок вблизи завода; 10 – КМК-13 – участок в 2 км к северо-северо-востоку от КМК; 11 – КМК-17 – участок в 3 км от КМК в том же направлении. Дополнительно в июле 2003 г. получили выборку из окрестностей оз. Макаровского — одного из питьевых водоемов г. Екатеринбурга, — которую рассматривали в качестве дополнительной контрольной пробы.

В марте 2003 г. на участках Висим-2, Висим-4, КМК-15, КМК-13, КМК-17 провели сбор проб снега. Сотрудниками химико-аналитической лаборатории Уральского электро-химического комбината (г. Новоуральск) были определены валовое содержание 11 основных растворимых и нерастворимых техногенных поллютантов: Al, Cd, Sr, Zn, SO_4^{2-}, F-, As, Na, Ni, Pb, K, Ca, Mg, Mn, Cu. Мы использовали данные о содержании подвижных ионов и вычислили ориентировочный индекс техногенного загрязнения (ИТЗ) как средний суммарный вклад всех поллютантов в загрязнение. Этот показатель рассматривали как отражение общего пула техногенного загрязнения локалитета. К сожалению, для двух участков — Висим-101 и Висим-140 – мы не располагаем данными о содержании выпавших за зимние месяцы и накопившихся в снегу поллютантов. Данные о загрязнении участков вблизи СУМЗа взяты из литературных источников (Воробейчик и др., 1992; Воробейчик, 2004).

У каждого листа березы по каждому из первых четырех ярусов жилок первого порядка, отходящих от осевой жилки (расчет номера яруса производили снизу от основания листа к его вершине), выполнили подсчет краевых жилок и зубчиков. По терминологии В. В. Короны (Корона, Васильев, 2000), такие зубчики и жилки называются дентально-венальными (зубо-жильными) элементами, или сокращенно двелами (в соответствии с русской транслитерацией слово «двэл» произносится как «двел»). Двеллярная структура в данном случае включает осевую жилку (рахис), а также жилки первого, второго и третьего порядков, оканчивающиеся соответствующими зубчиками по краю листовой пластинки. Подсчет двелов вели отдельно для левой и правой сторон листовой пластинки (рис. 1).

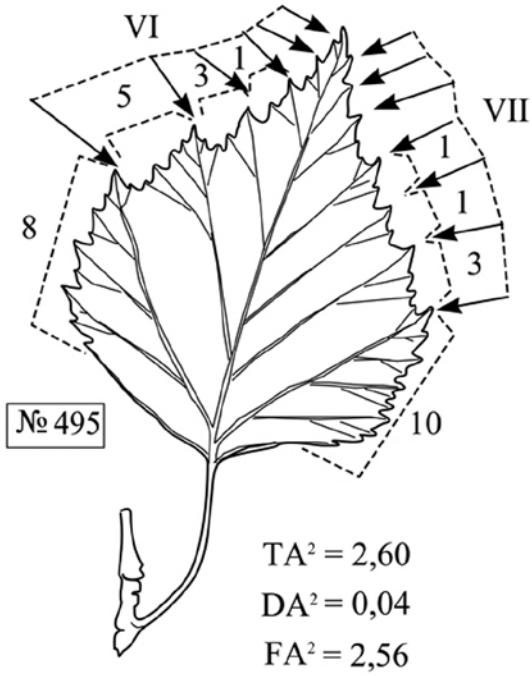

Рис. 1. *Двеллярная структура листа березы повислой (Betula pendula) и пример расчета индивидуальной дисперсии асимметричности проявления двелов по первым четырем антимерным ярусам жилок и общему числу ярусов (лист взят с дерева в 3 км от КМК).*
Стрелки — соответствующие антимерные ярусы жилок первого порядка (нумерация ярусов снизу вверх). Штриховые линии ограничивают область подсчета числа двелов второго и третьего порядков, проявившихся на соответствующем ярусе. Арабские цифры — числа двелов второго и третьего порядков для первых четырех ярусов. Римские цифры — общее число ярусов жилок на одной стороне листа. Внизу указаны величины дисперсии асимметричности двеллярной структуры листа: TA^2 – общей асимметричности; DA^2 – направленной асимметрии; FA^2 – флуктуирующей асимметрии

Сначала подсчитывали все зубчики с входящими в них жилками — двелы второго и третьего порядков по нижнему краю листа до вершины первой жилки первого порядка. Зубчик, образованный этой жилкой на ее вершине, не подсчитывали. Для трех последующих жилок первого порядка их концевые двелы также не подсчитывали. Затем отдельно определяли число двелов в соответствующих промежутках между первой и второй, второй и третьей, третьей и четвертой жилками первого порядка. На приведенном рисунке листовой пластинки видно, что слева имеется 6 ярусов (жилок первого порядка), а справа — 7. Слева для первого яруса проявилось 8 двелов, а справа — 10. Для второго яруса слева имеется 5 двелов, а справа — 3. Важно заметить, что двелы могут принадлежать разным жилкам. Например, в названные 5 двелов второго яруса на левой стороне листовой пластинки входят один двел первой жилки (первого порядка) и четыре двела — второй жилки того же порядка. Отметим также, что степень проявления двелов на уровне второго и более высоких ярусов зависит от общего числа ярусов листовой пластинки, величины промежутка между ними на рахисе и угла отхождения жилок первого порядка. Если этот угол относительно велик и имеются большие промежутки на рахисе между отходящими жилками первого порядка, но общее число ярусов невелико, то число проявившихся двелов будет максимальным. У листьев березы формы «delicarlica», напоминающих кленовые листья, эти тенденции проявляются наиболее отчетливо (рис. 2).

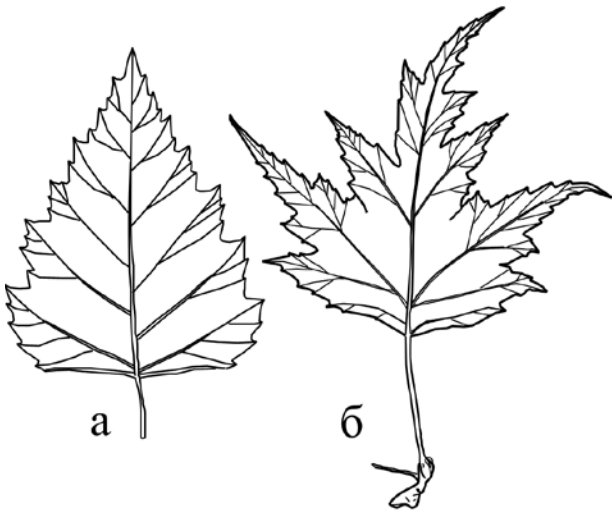

Рис. 2. *Сравнение структуры и числа двелов у типичных (а) и аберрантных — форма «delicarlica» (б) листовых пластинок березы повислой.*

При сопоставлении листовых пластинок типичной березы повислой и формы «delicarlica» отчетливо видно, что общее число двелов в сравниваемых ярусах жилок у нормального листа существенно меньше, чем у аберрантного. Различаются величина промежутка между ярусами (у аберрантного листа они больше), а число ярусов лишь несколько меньше у нормального листа. Угол отхождения жилок первого порядка в обоих случаях почти совпадает. Поэтому достаточно лишь изменения мест закладки жилок первого порядка на рахисе в эмбриогенезе листа, т.е. увеличения промежутков между ярусами, чтобы резко возросла структурная сложность листовой пластинки.

После подсчета получаются четыре пары значений чисел двелов разных ярусов жилок и одна пара — число ярусов слева и справа. Далее вычисляются разности между соответствующими значениями для левой и правой сторон по каждому листу, а затем разности используются при вычислении индивидуальных величин дисперсий асимметричности.

Следует заметить, что основатели нумерической таксономии Снит и Сокэл (Sneath, Sokal, 1973) предложили специальные формулы как для качественных, так и для количественных признаков, ко-

торые имеют общую метрику и, хотя были разработаны для совершенно иных таксономических целей, очень хорошо подходят для решения нашей задачи и позволяют вычислить дисперсии общей асимметричности, которую мы назовем TA^2 и двух ее компонент: DA^2 – направленной и FA^2 – флуктуирующей асимметрии. Формулы для подсчета представляют собой так называемые формулы сравнения «размеров» и «формы» Пенроуза (Sneath, Sokal, 1973).

Обозначим значения числа двелов и ярусов для левой стороны буквой — s (от sinister — левый), а для правой — d (от dexter — правый). Дисперсию общей асимметричности будем вычислять для каждого листа по формуле:

$$TA^2 = \left[\sum_{i=1}^{r}(s_i - d_i)^2\right] \Big/ r$$

, где r — число признаков (в нашем случае — 5).

Первая компонента общей дисперсии асимметричности двеллярной структуры — дисперсия направленной асимметрии — будет вычислена по формуле:

$$DA^2 = \left[\sum_{i=1}^{r}(s_i - d_i)\right]^2 \Big/ r^2$$

.

Вторая компонента, исходя из того, что $TA^2 = DA^2 + FA^2$, вычисляется следующим образом: $FA^2 = TA^2 - DA^2$. Эти формулы можно использовать также и по отдельным признакам для получения средних групповых оценок TA^2, DA^2 и FA^2. Мы провели предварительное сопоставление данных оценок, вычисленных для отдельных листьев (индивидуальных дисперсий) и отдельных признаков (числа ярусов и общего числа двелов на отдельных ярусах) на примере листьев березы повислой в градиенте техногенного загрязнения в зоне влияния СУМЗа (табл. 1).

Таблица 1

Сравнение дисперсий общей (TA^2), направленной (DA^2) и флуктуирующей (FA^2) асимметрии числа ярусов и проявлении общего числа двелов на отдельных ярусах листьев березы повислой в градиенте техногенной нагрузки СУМЗа двумя способами: по листьям и по отдельным признакам

Дисперсия асимметрии	Контроль–СУМЗ		Буфер–СУМЗ		Импакт (СУМЗ)	
	Лист	Признак	Лист	Признак	Лист	Признак
TA^2	0,4071	0,4071	0,7585	0,7585	1,2187	1,2188
DA^2	0,0814	0,0042	0,1790	0,0080	0,2743	0,0053
FA^2	0,3257	0,4029	0,5795	0,7505	0,9444	1,2135

Из таблицы видно, что величины дисперсий общей асимметричности (TA^2) не различаются для разных способов вычислений. В то же время можно заметить, что дисперсия направленной асимметрии по отдельным признакам (столбцам), может быть на один-два порядка меньше, чем при расчете по листьям (строкам). Несколько ниже величина и дисперсия флуктуирующей асимметрии, вычисленной по листьям. Поскольку для нас важен не отдельный элемент структуры листа, а весь лист, можно заключить, что при традиционном подсчете по отдельным признакам величина дисперсии флуктуирующей асимметрии несколько завышается, а направленной асимметрии существенно занижается. Заметим также, что обычно применяется показатель, отражающий величину общей асимметричности, а компоненты направленной и флуктуирующей асимметрии вообще не определяют. Например, формула TA^2 соответствует таковой для индекса FA5, как его обозначили Палмер и Стробек (Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1994). Рассматривая достоинства и недостатки этого индекса, они замечают, что величина индекса теоретически должна смещаться при наличии направленной асимметрии или антисимметрии. При нашем подходе, дифференцируя вклады направленной и флуктуирующей асимметрии, мы можем оценить реальную величину ФА, заранее зная, что дисперсия общей асимметричности всегда не равна дисперсии флуктуирующей асимметрии. Поэтому возможно лишь смещение величины ФА за счет явления антисимметрии — отрицательной корреляции значений на разных сторонах тела (симметричные варианты при этом чрезвычайно редки и доминируют значения, преобладающие либо слева, либо справа).

Учесть влияние антисимметрии и ее присутствие можно разными и не всегда простыми способами, например, с помощью трехфакторного дисперсионного анализа (см. Palmer, 1994). Однако для того, чтобы оценить проявляется ли антисимметрия в выборке, можно использовать достаточно простой способ. Можно, например, вычислить половинные обратные значения коэффициентов корреляции по отдельным билатеральным признакам в выборке — An = (1 – r)/2. В этом случае обратная величина коэффициента корреляции в значительной мере пропорциональна величине флуктуирующей асимметрии (максимальная величина ФА будет наблюдаться при коэффициенте корреляции пар значений признака на левой и правой сторонах равной нулю). Известно, однако, что коэффициент корреляции не может точно оценить уровень флуктуирующей асимметрии (Захаров, 1987), но отрицательный коэффициент корреляции может указывать на возможность проявления

антисимметрии. Величина An будет варьировать от 0 до 1. При коэффициенте корреляции r = + 1,0 значение An = 0, а при r = — 1 величина An = 1. Если корреляция между антимерными признаками не наблюдается и r = 0, то соответственно An = 0,5. Поэтому только при An > 0,5 возникает необходимость оценивать влияние антисимметрии и ее значимость. За годы исследований мы встретили лишь один случай явной антисимметрии билатеральной структуры — фена FFr3, или «большого лобного отверстия», у большеухой полевки *Alticola macrotis* (Васильева, Васильев, 1984). В наших расчетах по изученным выборкам листьев березы мы не встретили ни одного случая, когда величина An приблизилась к значению 0,5 или превысила его: она колебались в пределах от 0,08 до 0,31.

Еще один важный аспект, который отмечает Дж. Палмер (Palmer, 1994) для индекса FA5 (в нашем случае TA^2), — возможность влияния на его величину фактора общих размеров. Для меристических признаков, однако, это влияние не должно быть сильно выражено. На данном материале по листьям березы повислой мы не обнаружили существенной связи индексов TA^2 и FA^2 с общими размерами листьев. Значения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена колебались для разных выборок от — 0,19 до 0,14. Для индекса DA^2 только в одном случае для выборки Висим-4 величина коэффициента корреляции DA^2 и размеров листовой пластинки оказалась значимой r_s = — 0,27 (p = 0,027). Однако в целом на объединенной выборке эту связь подтвердить не удалось r_s = 0,03 (p = 0,441).

Таким образом, есть все основания использовать величины дисперсий общей, направленной и флуктуирующей асимметрии (TA^2, DA^2 и FA^2), вычисленные для листьев, а не для отдельных признаков с целью получения количественной несмещенной оценки стабильности структурогенеза листьев в градиенте влияния техногенных поллютантов. Важное преимущество такого подхода состоит не только в вычленении компонент дисперсии флуктуирующей и направленной асимметрии, но и в возможности получить индивидуальные оценки этих компонент (в данном случае для отдельных листьев-метамеров растения). Область применения этого метода не ограничивается только листьями растений, он может быть применен также для меристических и метрических признаков животных

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение показателей ФА двеллярной структуры листьев на модельном примере в градиенте техногенной нагрузки в зоне влияния СУМЗа (табл. 1) показало, что наблюдается отчетливое возрастание асимметричности двеллярной структуры листьев от контрольной выборки к импактной. При этом крайние значения дисперсий FA^2 различаются троекратно. Буферная выборка занимает строго промежуточное положение. Следует добавить, что для дополнительной контрольной пробы из окрестностей оз. Макаровское (напомним, что этот водоем расположен на сравнительно чистой в отношении возможных техногенных загрязнителей территории и служит одним из питьевых источников для населения г. Екатеринбурга) получена почти такая же величина FA^2, что и в локалитете Контроль-СУМЗ (0,387 и 0,326 соответственно).

Опираясь на величины техногенного загрязнения, известные для территорий, расположенных вблизи СУМЗа из литературы (Воробейчик и др., 1992; Воробейчик, 2004), можно считать, что полученные оценки ФА в целом хорошо с ними согласуются. Используя этот пример в качестве своеобразной юстировки метода, можно попытаться оценить и соотнести дисперсии флуктуирующей асимметрии в Висимском заповеднике и в зоне влияния Кировградского медеплавильного комбината. Средние величины индивидуальных дисперсий флуктуирующей асимметрии (FA^2) для Висимского заповедника и участка с интенсивным воздействием КМК приведены на рисунке 3. Хорошо видно, что вблизи территории заповедника (участки Висим-2, Висим-2д, Висим-4) уровень дисперсии FA^2 колеблется от 0,341 до 0,381 и близок к тому, который наблюдался в двух реперных контрольных точках (Контроль-СУМЗ и Контроль-Макаровское). При этом он существенно ниже, чем в зоне сильного влияния КМК (КМК-13, КМК-15, КМК-17), где значения варьируют от 0,681 до 0,902. Множественное сравнение методом Краскела-Уоллиса — непараметрического аналога однофакторного дисперсионного анализа — выявило значимые различия между сравниваемыми выборками как по средним величинам для отдельных деревьев (H = 38,36; d. f. = 5; p < 0,001; N = 52 дерева), так и при сравнении локалитетов по выборкам листьев без учета деревьев, зная, что на одно дерево в наших пробах приблизительно приходится по 8–10 экз. листовых пластинок (H = 128,51; d. f. = 5; p < 0,001; N = 521 лист). Используя S-метод дисперсионного анализа Шеффе, мы установили, что при попарном сравнении выборок (контрастов) выделяются две группы, значимо различающиеся друг от друга, но сходные внутри себя: в одну группу входят все выборки из ближайших окрестностей Висимского заповедника, а в другую — из района КМК. Наиболее отличается от всех выборка КМК-17, которая расположена в 3 км от КМК и находится в зоне самого сильного техногенного загрязнения. Именно здесь наблюдается самый высокий уровень FA^2 = 0,902, который сопоставим с величиной ФА для импактного участка близи СУМЗа (0,968). Расположеный непосредственно вблизи комбината локалитет

КМК-15 имеет величину дисперсии флуктуирующей асимметрии равную 0,681, что даже несколько выше, чем в буферной зоне вблизи СУМЗ (0,580).

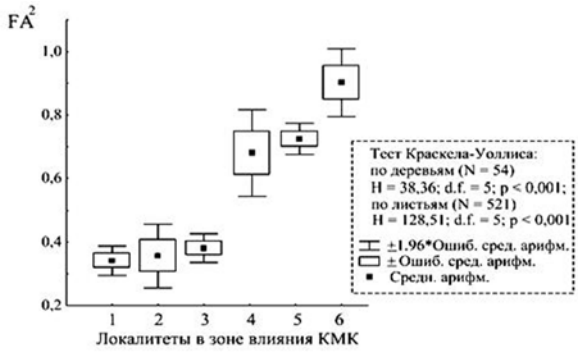

Рис. 3. *Средние величины индивидуальных дисперсий флуктуирующей асимметрии (FA2), вычисленных по числу двелов и ярусов жилок левых и правых сторон листьев березы повислой в локалитетах, расположенных зоне влияния Кировградского медеплавильного комбината (КМК).*

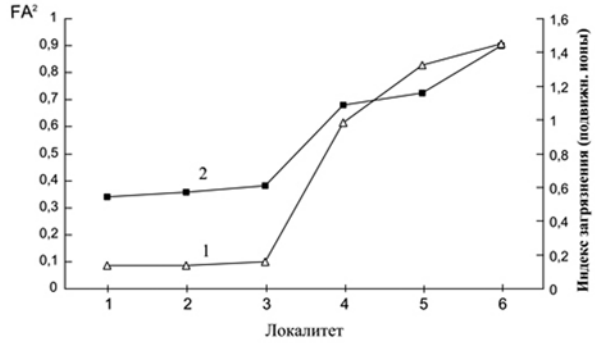

Рис. 4. *Зависимость значений дисперсий флуктуирующей асимметрии (FA2 – левая ось) числа двелов и ярусов жилок листьев березы повислой от индекса техногенного загрязнения среды (ИТЗ — правая ось), вычисленного как среднее содержание подвижных ионов 11 основных техногенных поллютантов в локалитетах (см. рис. 2), расположенных в зоне влияния Кировградского медеплавильного комбината (КМК).*
1 – величины индексов техногенного загрязнения; 2 – средние значения FA2

Локалитеты: 1 – Висим-2 (35 км к западу от г. Кировграда); 2 – Висим-2д — (то же, но в 150 м от этой точки на другой стороне автодороги); 3 – Висим-4 (25 км к западу от г. Кировграда); 4 – КМК-15 (площадка вблизи от КМК); 5 – КМК-13 (в 2 км к востоку от КМК); 6 – КМК-17 (в 3 км к востоку от КМК). N — число изученных деревьев (для каждого дерева получены усредненные данные; в данном сравнении проанализировали 521 экз. листьев)

Полученные величины FA^2 хорошо согласуются с индексом техногенного загрязнения, оцененного по усредненному суммарному вкладу 11 компонентов техногенных поллютантов (расчет проведен по содержанию подвижных ионов). Напомним, что этот показатель может рассматриваться лишь как условная (ориентировочная) величина, отражающая суммарное техногенное загрязнение локалитета в целом. На рисунке 4 видно, что наблюдаются одинаковые тенденции изменения величин FA^2 и индекса техногенного загрязнения. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена между этими показателями, рассчитанный для 6 пар составил $r_s = 0{,}986$ ($p < 0{,}0003$). Безусловно, это лишь ориентировочная оценка, но есть основания надеяться, что при изучении значительно большего числа проб эта закономерность подтвердится.

Видно также, что, несмотря на высокую скоррелированность этих показателей, величины FA^2 не строго соответствуют кривой техногенного загрязнения, которая имеет большую амплитуду, а развитийная реакция на воздействие поллютантов несколько запаздывает. Это косвенно указывает на то, что структурогенез жилок листьев березы обладает некоторой степенью регуляторной устойчивости и нелинейно «реагирует» на техногенное воздействие.

Представляло интерес соотнести величины дисперсий общей, направленной и флуктуирующей асимметрии, а также размеров и структурной сложности листьев березы в локалитетах, подверженных разной степени техногенного загрязнения в зонах влияния КМК и СУМЗа (табл. 2).

По данным этой таблицы (11 выборок) не удалось выявить ни одного случая значимой связи дисперсий разных компонент асимметрии двеллярной структуры с показателями структурной сложности, длины листовой пластинки и объема выборки. Однако видно, что доли дисперсий направленной и флуктуирующей асимметрии по отношению к дисперсии общей асимметричности сохраняются относительно устойчивыми. При возрастании общей асимметричности обычно пропорционально увеличиваются и обе ее компоненты. На уровне сравнения отдельных листьев (объем выборки — 521) выявлена очень слабая связь между длиной листовой пластинки и дисперсиями общей и флуктуирующей асимметрии ($r_s = 0{,}18$ и $r_s = 0{,}19$ соответственно), а с величиной направленной асимметрии связь не обнаружена. Аналогичные слабые, но значимые корреляции установлены между TA^2, а также FA^2 и показателем сложности двеллярной структуры листьев (0,22 и 0,22) и не выявлены для DA^2.

Таблица 2

Сравнение величин дисперсий общей, направленной и флуктуирующей асимметрии, а также размеров и структурной сложности листьев березы в локалитетах, подверженных разной степени техногенного загрязнения в зонах влияния КМК и СУМЗа.

Локалитет	N (листьев)	Длина листа, мм	Сложность двеллярной структуры	Усредненная индивидуальная дисперсия		
				TA^2	DA^2	FA^2
КонтрСУМЗ	140	52	36,8	0,407	0,081	0,326
Буфер-СУМЗ	82	43	37,2	0,759	0,179	0,580
СУМЗ	140	38	42,8	1,219	0,274	0,944
Висим-2	70	43	41,8	0,431	0,091	0,341
Висим-2д	48	48	45,8	0,446	0,094	0,352
Висим-4	66	45	44,6	0,509	0,122	0,387
Висим (кв. 112)	37	46	39,2	0,481	0,131	0,350
Висим (кв. 140)	72	51	44,5	0,622	0,163	0,459
КМК-15	147	47	47,5	0,838	0,182	0,656
КМК-13	94	47	40,9	0,977	0,260	0,717
КМК-17	96	52	47,7	1,119	0,220	0,898

Ранжирование выборок по величинам FA^2 позволило построить упорядоченный ряд, который оказался отчетливо связан с общим уровнем техногенного загрязнения среды (рис. 5).

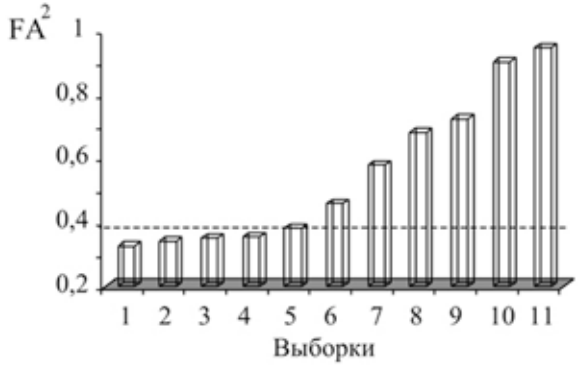

Рис. 5. *Ранжирование изученных выборок березы повислой по уровням флуктуирующей асимметрии (FA2) двеллярной структуры листьев в Висимском заповеднике и в зонах влияния КМК и СУМЗа.*

Видно, что слева в этом ряду расположены контрольные выборки и выборки из Висимского заповедника и его ближайших окрестностей. Некоторое исключение составила выборка, взятая в 140 квартале заповедника на южном склоне г. Б. Сутук. В этом случае величина FA^2 несколько превышает уровень, характерный для других контрольных и заповедных участков (он помечен штриховой линией). К сожалению, в настоящее время мы не располагаем точными данными о величинах локального техногенного загрязнения в этой части заповедника и до их получения воздержимся от интерпретации данной аномалии. Необходимо также повторить сбор образцов на участке и оценку дисперсии FA^2 для уточнения этого вопроса. Крайнее правое положение в ряду занимает импактная выборка СУМЗа. Непосредственно к ней примыкает выборка КМК-17 из зоны влияния Кировградского медеплавильного комбината, расположенная в самой загрязненной техногенными поллютантами точке. Остальные локалитеты из зоны влияния КМК расположены несколько левее. Ближе к середине ряда располагается локалитет из буферной зоны СУМЗ, который соседствует в ряду с выборкой с.г. Б. Сутук.

Выборки: 1 – контроль (30 км от СУМЗа); 2 – Висим-2 (35 км к западу от г. Кировграда); 3 – Висим-101 (Висимский заповедник, кв. 112); 4 – Висим-2д — (то же, что Висим-2, но в 150 м от этой точки на другой стороне автодороги); 5 – Висим-4 (25 км к западу от г. Кировграда); 6 – Висим-140 (Висимский заповедник, южный склон г. Б. Сутук); 7 – Буфер-СУМЗ (5 км от СУМЗа); 8 – КМК-15 (площадка вблизи от КМК); 9 – КМК-13 (в 2 км к востоку от КМК); 10 – КМК-17 (в 3 км к востоку от КМК); 11 – СУМЗ (импактный участок вблизи СУМЗа)

Штриховой линией указан наибольший эмпирический уровень FA^2, полученный для интактных или малоподверженных техногенному воздействию деревьев (для сравнения у березы в окрестностях оз. Макаровского — питьевого водоема г. Екатеринбурга — $FA^2 = 0,387$)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ позволяет полагать, что предложенный метод феногенетического мониторинга является не более трудоемким, чем основанный на линейных и угловых промерах листа березы (Кряжева и др., 1996), а по полученным оценкам достаточно надежно отражает уровень интегрального техногенного загрязнения, которое приводит к существенному нарушению структу-

рогенеза листьев деревьев, расположенных в зоне влияния двух крупнейших на Урале медеплавильных заводов. Дальнейший анализ большего числа локалитетов вдоль профиля, проложенного на запад от КМК в направлении Висимского заповедника, а также на его территории позволит прояснить ряд поставленных в работе вопросов. Особое внимание будет обращено на локалитет Висим-140, где по данным, приведенным в настоящем сборнике, повышен уровень содержания в почве целого ряда тяжелых металлов и наблюдается естественная геохимическая аномалия. Не исключено, что повышение уровня FA^2 в данном локалитете может быть связано именно с этими причинами.

Несколько неожиданным является то, что в градиенте воздействий техногенных факторов в зоне влияния КМК в отличие от СУМЗа размеры листьев и сложность двеллярной структуры листовой пластинки не оказались чувствительными к техногенному загрязнению среды. В зоне воздействия СУМЗа происходит отчетливое угнетение роста листьев березы повислой на от контроля к импактному участку вблизи завода, а также снижается общее число двелов, указывающее на то, что, по-видимому, замедляется структурогенез листьев. В зоне влияния КМК этого не наблюдается. Можно предполагать, что нарушение данной зависимости на территории Висимского заповедника может быть связано с перепадом высот (заповедник расположен в более высокой части горного рельефа Среднего Урала по сравнению с.г. Кировградом и КМК) и поэтому обусловлено иной фенологией и продолжительностью вегетации листьев. Нам известно, что в локалитетах Висим-2, Висим-4, Висим-112, Висим-140 листья на березах формируются позднее, а опадают несколько раньше, чем вблизи КМК. Возможно, именно фенологические особенности вегетации березы повислой в Висимском заповеднике нивелируют ожидавшиеся нами ростовые и структурные градиенты, которые отчетливо проявлялись в зоне СУМЗа. Поэтому представляет интерес в дальнейшем оценить доли фенологической и онтогенетической составляющих в размерной и структурной изменчивости листьев и соотнести их с техногенной компонентой.

Таким образом, полученные результаты показывают, что наряду с высокой эффективностью предложенного метода разделения компонент дисперсии общей асимметричности: направленной и флуктуирующей асимметрии, а также возможностью получения с их помощью не только групповых, но и индивидуальных оценок, возникает немало вопросов, касающихся соотношения морфогенетических реакций на воздействие техногенных поллютантов в процессах роста, формо- и структурогенеза листьев. Интересно также в дальнейшем соотнести морфогенетические реакции разных видов: березы повислой и березы пушистой, гербарный материал по которым собирался почти параллельно на тех же самых точках сравнения. В итоге проведенной работы можно полагать, что, опираясь на использование флуктуирующей асимметрии двеллярной структуры листьев березы повислой, можно разработать шкалу, указывающую на уровень нестабильности развития отдельного дерева или их группы. Уже сейчас можно полагать, что превышение критической величины $FA^2 = 0{,}40$ указывает на неблагоприятные условия морфогенеза конкретного дерева, а значения 0,70–0,80 свидетельствуют о том, что растение произрастает в зоне сильного техногенного воздействия. Сравнение данных, полученных для Висимского заповедника, с оценками, выявленными для иных источников техногенной эмиссии, включая радиоактивное загрязнение среды на территории ВУРСа, позволит установить, можно ли в этих случаях говорить о неспецифической морфогенетической реакции и реальности построения единой шкалы оценок.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны д. б. н. А. К. Махневу за полезные советы и возможность работы с гербарными коллекциями листьев белых берез Уральского региона. Мы благодарны к. б. н. Л. В. Мариной за помощь и консультации, а также коллегам, которые помогали в сборе образцов листьев, их гербаризации, оцифровке и первичной обработке: В. И. Беляеву, к. б. н. М. В. Чибиряку, к. б. н. Е. Ю. Захаровой, к. б. н. Е. Л. Щупак, Н. В. Синевой, В. А. Лапиной, к. б. н. И. А. Кузнецовой, к. б. н. Л. Е. Лукьяновой, Ю. А. Давыдовой.

Авторы считают своим долгом высказать самые искренние слова благодарности в адрес рано ушедшего от нас к. б. н. В. В. Короны. Общий замысел исследования и идея анализа двеллярной структуры листьев принадлежали ему, но проводить работу пришлось уже без него.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 04–04–96100 урал2004р и № 04–07–96026.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н., Садыков О. Ф. Концепция формирования региональной системы экологической безопасности (на примере Урала)//Вест. АН СССР, 1988, № 11. С. 97–100.

Васильева И. А., Васильев А. Г. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861)//Популяционная экология и морфология млекопитающих. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. С. 53–70.

Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонтов М. Г. Методология экологического нормирования аэрогенных загрязнений наземных экосистем от локальных источников//Эко-

логическое нормирование: проблемы и методы. — М., УИФ «Наука», 1992. С. 39–40.

Воробейчик Е. Л. Экологическое нормирование токсических нагрузок на наземные экосистемы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Екатеринбург, 2004. 48 с.

Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н., Логинов В. В., Епланова Г. В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta*//Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. трудов. — Тольятти, 2004. Вып. 7. С. 45-59.

Захаров В. М. Анализ стабильности индивидуального развития как метод определения оптимальных условий развития//ДАН СССР. 1982. Т. 267. № 4. С.1016-1018.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). — М.: Наука, 1987. 213 с.

Захаров В. М., Кларк Д. М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. — М.: Московское отдел. Международного Фонда «Биотест», 1993. 68 с.

Захаров В. М., Чубинишвили А. Т., Дмитриев С. Г., Баранов А. С., Борисов В. И., Валецкий А. В., Крысанов Е. Ю., Кряжева Н. Г., Пронин А. В., Чистякова Е. К. Здоровье среды: практика оценки. — М.: Изд. Центра экол. политики России, 2000. 318 с.

Корона В. В., Васильев А. Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2000. 224 с.

Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Захаров В. М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения//Экология. 1996. № 6. С. 441-444.

Anne P., Mawri F., Gladstone S., Freeman C. D. Is fluctuating asymmetry a reliable biomonitor of stress? A test using life history parameters in soybean//Int. J. of Plant Sci. 1998. Vol. 159. P. 559-565.

Debat V., David P Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability//Trends in Ecology & Evol., 2001. V. 16. N 10. P. 555-561.

Graham J. H., Emlen J. M., Freeman D. C., Leamy L. J., Kieser J. A. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability//Biol. J. Lin. Soc. 1998. V. 64. P. 1-16.

Kozlov M. V. Are fast growing birch leaves more asymmetrical//Oikos. 2003. V. 101. № 3. P. 654-658.

Kozlov M. V., Wilsey B. J., Koricheva J., Haukioja E Fluctuating asymmetry of birch leaves increases under pollution impact//J. of Appl. Ecol. 1996. Vol. 33. P. 1489-1495.

Lens L., Van Dongen S., Kark S., Matthysen E Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies?//Biol. Rev. 2002. V. 77. P. 27-38.

Leung B., Forbes M. R., Houle D. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: Comparing efficacy of analyses involving multiple traits//American Naturalist. 2000. V. 155. P. 101-115.

Markowski J. Fluctuating asymmetry as an indicator for diffferentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations//Acta theriol. 1993. V.38. Suppl. 2. P.19-31.

M ller A. P., Swaddle J. P. Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. 291 p.

Palmer A. R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer//Developmental Instability: Its Origins and Implications/T. A. Markow (ed.). Dordrecht, — The Netherlands: Kluwer, 1994. P. 335-364.

Palmer A. R. Waltzing with asymmetry//BioScience. 1996. V. 46. P. 518-532.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns//Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. V.17. P. 291-321.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests//Acta Zool. Fenn. 1992. V. 191. P. 57-72.

Pankakoski E Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in Muskrats//J Mammal. 1985. V. 66. N 1. P. 52–57.

Parsons P. A. Fluctuating asimmetry: an epigenetic measure of stress//Biol. Rev. 1990. V.65. P. 31–145.

Parsons P. A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress//Heredity. 1992. V.68. N 4. P. 361-364.

Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. — San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1973. 573 p.

Valkama J., Kozlov M. V. Impact of climatic factors on the developmental stability of mountain birch growing in a contaminated area//J. of Appl. Ecol. 2001. Vol. 38. P. 665-673.

Zakharov V. M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations//Acta Zool. Fenn., 1992. V. 191. P. 7–30.