

УДК 632.928

ВЗАИМОСВЯЗЬ ДЕЙСТВИЯ ИНФЕКЦИОННОГО НАЧАЛА *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. НА БЕРЕЗУ И ВЕЛИЧИНЫ ИНТЕГРАЛЬНОГО ПОКАЗАТЕЛЯ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА

М.Э. Баландайкин

ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный университет»,
г. Ульяновск

Рецензент д-р с.-х. наук, профессор К.И. Карпович

Ключевые слова и фразы: ассимиляционный аппарат; флуктуирующая асимметрия; *Betula pendula* Roth.; *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil.

Аннотация: Рассмотрены особенности влияния фитопатологического состояния дерева *Betula pendula* Roth. и совокупного техногенного загрязнения на величину интегрального индекса флуктуирующей асимметрии фотосинтетического аппарата березы. Приведена оценка способности стрессирующих факторов вносить изменения в онтогенетический ход гомеостаза дерева.

Введение

Inonotus obliquus (Pers.) Pil. относится к лигнинразрушающим грибам, вырабатывающим оксидазы для разложения целлюлозы и лигнина; проявляя тенденцию к специализации [7, с. 234–242], вызывает желто-белую ядровую гниль березы. Ксилотрофный макромицет отличается широким ареалом распространения (в Российской Федерации – вся европейская часть, Западная Сибирь, Дальний Восток, Северный Кавказ и Урал), в круг поражаемых им пород, наряду с общеизвестным растением-хозяином березой, также входят ольха, рябина, вяз, клен, бук [2], тем не менее изучению экологии и биологии возбудителя, характера процесса деструкции, обусловленного спецификой патогена, их следствий не уделяется должного внимания. Исследователи, в основном, рассматривая всю региональную ксиломикобиоту либо отдельные ее составляющие как компонентов леса, так и их совокупностей, зачастую упускают из поля зрения всю сложность

Баландайкин Михаил Эдуардович – аспирант кафедры «Лесное хозяйство» Института медицины, экологии и физической культуры, e-mail: 131119892007@ Rambler.ru, ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный университет», г. Ульяновск.

поведения отдельных видов грибов в пределах консорции, наличие антагонистических отношений между микобиотой и аллелопатических связей внутри мира растений, руководствуясь лишь репрезентированием структуры микоценоза. Поэтому при изучении особенностей воздействия *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. на березу (*Betula* L.) необходимо наряду с описательной стороной процесса выявления схем формирования пространственной структуры патологического агента предоставить еще и анализ самого хода инфекционного процесса, а именно вскрыть характер патоморфологических и патофизиологических изменений в растении, происходящих вследствие заражения дерева грибом (то есть патологию). В качестве надежного критерия оценки патоморфологических отклонений (нарушений онтогенетического гомеостаза) в больном растении как раз и может быть использована величина интегрального показателя флуктуирующей асимметрии ассимиляционного аппарата.

Под флуктуирующей асимметрией (**ФА**) понимают незначительные и случайные отклонения от строгой билатеральной симметрии биообъектов [8]. Отсутствие абсолютно симметричных организмов можно расценивать как следствие несовершенства механизмов, контролирующих онтогенез, их неспособности противостоять негативному воздействию внешней среды [14], а следовательно, определяемая по уровню флуктуирующей асимметрии стабильность развития является чувствительным индикатором состояния природных популяций [12].

Оптимальным объектом биоиндикации являются растения, так как они, будучи продуцентами, в течение всей своей жизни привязаны к локальной территории и подвержены влиянию почвенной и воздушной сред, наиболее полно отражающих весь комплекс стрессирующих воздействий на экосистему. Зачастую индикаторным видом служит береза повислая (*Betula pendula* Roth.), оценка состояния которой в различных биотопах является целью все большего количества проводимых сейчас исследований. Выбор подобного модельного объекта продиктован его широким распространением, четко выраженными морфологическими признаками и наличием разработанной пятибалльной шкалы стабильности развития. Кроме этого, к преимуществам подобного выбора (листопадных древесных пород) относят ежегодное формирование листьев, позволяющее проводить исследования как в статике, так и в динамике.

Экспериментальная часть

Величина интегрального показателя флуктуирующей асимметрии ассимиляционного аппарата березы определялась в соответствии с методологией оценки качества среды, разработанной В.М. Захаровым с соавторами и изложенной в методических рекомендациях [12], с той лишь оговоркой, что целью настоящего исследования являлся непосредственно анализ самого воздействия стресс-факторов, детерминирующих характер несовершенства контролирующих онтогенез механизмов, в то время как в рекомендациях речь идет об оценке качества среды – ее имманентного состояния, необходимого для обеспечения здоровья человека и других видов живых существ. В сущности, данные обстоятельства, являясь двумя сто-

ронами одного целого, все же делают возможным применение пятибалльной шкалы оценки отклонений состояния организма от условной нормы по величине интегрального показателя стабильности развития для березы повислой, созданной, преимущественно, по коррелированию с уровнем техногенных выбросов (к тому же разработанной для конкретной территории и конкретных объектов исследования, то есть являющейся относительной, что допускает некоторую условность в трактовке результатов), и к данному эксперименту.

Руководствуясь вышеизложенным с целью отображения наиболее полного представления о закономерностях влияния *Inonotus obliquus* на жизнеспособность березы, автор настоящей работы считал возможным задать некую отправную точку исследования в форме вариантов и всего спектра условий произрастания березы в нагорных районах северной части Барышского лесничества, расположенного на территории Ульяновской области. Выбор мест отбора проб не был случайным. Он определялся наличием сходной природной обстановки по фоновому уровню техногенной нагрузки с той, которая приводится в большинстве исследований, касающихся данной тематики, как контрольная (относительно не подвергшаяся воздействию) [5, 6, 9]. Расположение на дистанцированном расстоянии от выбранных биотопов промышленных предприятий позволяет пренебречь их влиянием и полностью оправдывает как использование уже разработанной до настоящего времени шкалы для техногенного воздействия, так и соотнесение с ее баллами полученных в итоге результатов.

Таксационные показатели определялись по стандартной методике с применением материалов лесоустройства [1, 11, 13].

Объектами исследования были обозначены биотопы березы бородавчатой. В конкретном случае опытный (нерасстроенный) биотоп – простой (один ярус) чистый березовый выдел с составом 10Б, был представлен тремя модификациями: здоровой березой с опушки, здоровыми и зараженными *Inonotus obliquus* экземплярами деревьев, расположенными внутри насаждения, где, в свою очередь, эталоном служила здоровая *Betula pendula*. Помимо данного местообитания рассматривались также следующие биотопы с участием березы повислой: центральная часть г. Барыша, характеризующаяся выраженным преобладанием аэрополлютантов в составе загрязнителей; контрольный – полезащитная лесополоса, состоящая только из одновозрастной березы (само поле, отграниченное со всех сторон лесом, преимущественно сосной, представляет собой разделенную пополам противоэрозийным лесным участком непокрытую лесом площадь с хорошим, вследствие ее длительного до того сельхозобращения, самосевом сосны от стен леса и березы от лесополос).

Тип леса может быть охарактеризован как сосняк бруснично-зеленомошниковый (С брзм), тип условий местопроизрастания – А2; I и II классы бонитета, почвы песчаные слабоподзолистые.

При выборе деревьев учитывалась, во-первых, четкость определения принадлежности березы к исследуемому виду, так как, по данным некоторых авторов, береза повислая способна скрещиваться с другими видами берез, образуя межвидовые гибриды, которые обладают признаками обоих видов. Во избежание ошибок выбирались деревья с четко выраженными

признаками березы повислой. Во-вторых, листья большей частью были собраны с растений, находящихся в сходных экологических условиях (учитывался уровень освещенности, увлажнения и т. д.). В-третьих, при сборе материала учитывалось возрастное состояние деревьев – были выбраны деревья, достигшие генеративного возрастного состояния.

Сбор материала проводился после остановки интенсивного роста листьев (в средней полосе, начиная с июля), в данном случае – 01.07.2011 г., что объясняется приближением флуктуирующей асимметрии морфологических признаков листовой пластинки к некоторой итоговой величине в связи с достижением зрелости большинством листьев дерева. Листья у березы были собраны из нижней части кроны с максимального количества доступных веток равномерно вокруг дерева. Тип побега не изменялся в серии сравниваемых выборок. Листья, среднего (сходного) для каждого растения размера, собирались только с брахибластов. Поврежденные листья были допущены к анализу при условии отсутствия на них затронутых участков, с которых требовалось снимать измерения.

Каждая выборка включала в себя 100 листьев (по 10 листьев с 10 деревьев). Промеры осуществлялись по 5 морфологическим признакам (стандартный набор), характеризующих стабильность формообразования листовой пластинки в онтогенезе: 1) ширина левой и правой половинок листа; 2) длина жилки второго порядка, второй от основания листа; 3) расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка; 4) расстояние между концами этих же жилок; 5) угол между главной жилкой и второй от основания листа жилкой второго порядка. Коэффициент флуктуирующей асимметрии (ΦA) определялся с использованием алгоритма нормированной разности как среднее арифметическое суммы относительной величины асимметрии по всем признакам у каждой особи, отнесенное к числу используемых признаков. Для мерных признаков величина асимметрии рассчитывалась как различие в промерах слева и справа, отнесенное к сумме промеров на двух сторонах.

Таким образом, формулы расчета показателей флуктуирующей асимметрии и интегрального индекса имели вид:

$$fa_{ij} = \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{|L_{ij} + R_{ij}|},$$

где fa_{ij} – показатель асимметрии одной особи по одному признаку; $i = 1, 2, \dots, n$ – номер листа; $j = 1, 2, \dots, m$ – номер признака; L – промер слева; R – промер справа.

$$fa_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{|L_{ij} + R_{ij}|},$$

fa_j – показатель асимметрии выборки по одному признаку;

$$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{|L_{ij} + R_{ij}|} = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m fa_{ij},$$

fa_i – показатель асимметрии одной особи по всем признакам;

$$FA_1 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i = \frac{1}{mn} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{|L_{ij} + R_{ij}|},$$

во всех случаях L_{ij} и R_{ij} – значение j -го признака у i -го листа соответственно слева и справа от плоскости симметрии и свертки функций [3, 9], FA (1 и 2) – интегральный индекс, который в виде конечных сумм может быть представлен как

$$FA_2 = 1 - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \frac{2 \sum_{j=1}^{n_i} L_{ij} R_{ij}}{\sum_{j=1}^{n_i} (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}.$$

Проверка гипотезы о нормальном законе распределения генеральной совокупности осуществлялась по критерию соответствия χ^2 Пирсона [4]. Статистической проверке гипотезы о законе распределения предшествовал анализ эмпирического распределения. На основании графика и основных характеристик (математического ожидания, дисперсии, асимметрии и эксцесса) выдвигалась гипотеза о соответствующем законе распределения. Статистическая значимость различий между выборками по величине среднего относительного различия между сторонами на признак определялась по t -критерию Стьюдента при 5%-м уровне значимости (вероятность ошибочной оценки $P = 0,05$) [10]. С помощью критерия Фишера–Снедекора предварительно проверялась гипотеза о равенстве генеральных дисперсий [4].

Для удобства представления полученных результатов использована балльная шкала оценки стабильности развития [12], как уже оговаривалось, где при значении величины асимметрии до 0,040 стабильность развития оценивается в 1 балл; от 0,040 до 0,044 – 2 балла; от 0,045 до 0,049 – 3 балла; от 0,050 до 0,054 – 4 балла; при значении выше 0,054 – 5 баллов. С увеличением индекса флуктуирующей асимметрии и, соответственно, балла нарушения гомеостаза развития березы становятся более значимыми.

Обсуждение результатов и выводы

На основании данных анализа эмпирического распределения оказалось возможным осуществить дальнейшую статистическую проверку всех 5 выборок на гипотезу о соответствии генеральных совокупностей распределению Гаусса. В каждом из пяти случаев критерий согласия χ^2 Пирсона позволяет не отвергать предположение о нормальном распределении генеральной совокупности при заданном уровне значимости в 5 %, так как все полученные в конечном итоге величины $\chi_{\text{набл}}^2$ оказались меньше $\chi_{\text{кр}}^2 = 14,1$ ($\chi_{\text{набл}}^2$ из интервала 7,39...10,86). Последнее также способствовало оценке достоверности наблюдаемых различий между выборочными средними по t -критерию Стьюдента (поправка Бонферрони не учитывалась).

Так как наибольшее значение $t_{кр}$ составило 2,31, а самое близкое к нему $t_{набл} = 2,83$ (таблица), то следовательно с вероятностью $P > 0,95$ можно утверждать, что разница между сравниваемыми выборками статистически достоверна, причем различие между ними существенно возрастает с усилением агрессивности стрессирующего агента (оценивается по средним значениям и ошибкам коэффициентов асимметрии). Показатель ошибки у зараженных *Inonotus obliquus* экземпляров деревьев выше, чем у всех остальных категорий, что может быть связано с относительно бóльшей степенью вариации этого опыта, так как на жизнеспособность деревьев, зараженных грибом, приходилось воздействие несколько различных онтогенетических стадий развития последнего.

У деревьев, расположенных на границе примыкания насаждения к открытому пространству и произрастающих внутри древостоя, показатели морфологической асимметрии не были идентичными ($0,039 \pm 0,002$ против $0,040 \pm 0,002$). Подобное указывает на факт присутствия менее суровых стрессовых условий затенения для светолюбивой березы в периферийной части таксационного выдела, существенно снижающих стабильность развития растений [12] и кумулятивно непомерно усиливающихся вглубь лесного массива.

Сходным образом можно интерпретировать и различия, наблюдаемые в общей фенотипической изменчивости листовой пластинки березы, формирующей насаждение в целом и полезащитную лесополосу. Характер морфогенетических отклонений здесь, судя по всему, детерминируется снижением интенсивности внутривидовой конкуренции в последнем биотопе.

Морфогенетическая стабильность развития *Betula pendula* Roth. в эквиваленте балльной шкалы предстает в следующей форме: для заражен-

Коэффициенты флуктуирующей асимметрии ассимиляционного аппарата *Betula pendula* в различных биотопах

Квалификация условий роста березы и состояния деревьев	Интегральный индекс (FA)	Удельный процент уклонения флуктуаций относительно контроля, %	Балл морфогенетического гомеостаза	$\chi^2_{набл}$	$\chi^2_{кр}$	$t_{набл}$
Зараженные <i>Inonotus obliquus</i>	$0,058 \pm 0,003$	156,75	5	10,86	14,1	18,37
Здоровые в насаждении	$0,040 \pm 0,002$	108,11	2	9,12		4,24
Лесополоса (контроль)	$0,037 \pm 0,001$	100	1	7,39		—
Биотоп в центре города	$0,048 \pm 0,001$	129,73	3	8,57		12,89
Экземпляры с опушки леса	$0,039 \pm 0,002$	105,39	1	7,88		2,83

ных *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. экземпляров деревьев индекс асимметрии флуктуаций находится в интервале 5 баллов, что соответствует критическому состоянию березы, находящейся в крайне угнетенном состоянии, и на 17,24 % превышает FA биотопа в центральной части г. Барыша (3 балла – среднего уровня отклонений от нормы); система пространственной структуры повислой березы в ряду многофакторной градации центр-периферия лесного участка опосредована хотя и близкими значениями коэффициентов флуктуирующей асимметрии фотосинтетического аппарата, но все же не находящих отражения своего тождества в баллах (у центральной части 2 балла – начальные и незначительные отклонения от нормы, у периферической 1 балл – условно нормальное развитие деревьев). В данном случае, объяснение хода подобной реакции отклика березы на стресс сводится к несравнимо большему вреду, причиняемому дереву грибом-патогеном *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil., нежели действием поллютантов, количество которых в небольшом городе (каким является Барыш) в основном лимитируется интенсивностью автопотока, а тем более конкурентными взаимоотношениями деревьев за пространство, воду, питательные вещества, свет и прочее.

Возрастание величины FA указывает на увеличение флуктуаций в регуляторных механизмах, контролирующих процессы роста и деления клеток листовой пластинки, то есть на их дестабилизацию [6].

В итоге, хотелось бы отметить, что в силу получающего все более широкое распространение и адекватное признание как в России, так и за рубежом метода оценки качества окружающей среды по величине интегрального показателя флуктуирующей асимметрии морфологических структур организмов уже невозможно индифферентно обойти стороной и представить себе проблематику многих научных дисциплин в свете сегодняшних представлений о последствиях техногенного пресса и биологии органических стрессоров без анализа морфогенетического гомеостаза (стабильности развития) наиболее массовых видов. Тем самым воздается дань методологии комплексных исследований природы по казуальным основаниям всей широты связей модельных биообъектов и окружающей среды.

Список литературы

1. Анучин, Н.П. Лесная таксация : учеб. для вузов / Н.П. Анучин. – 5-е изд., доп. – М. : Лесная пром-сть, 1982. – 552 с.
2. Бондарцев, А.С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа / А.С. Бондарцев. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. – 1106 с.
3. Влияние лесопатологического состояния березы повислой на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки / Д.Б. Гелашвили [и др.] // Поволж. экол. журн. – 2007. – № 2. – С. 106–115.
4. Гмурман, В.Е. Теория вероятностей и математическая статистика : учеб. пособие для вузов / В.Е. Гмурман. – М. : Высшая школа, 1972. – 368 с.
5. Ерофеева, Е.А. Взаимосвязь физиолого-морфологических показателей листовой пластинки березы повислой с содержанием в ней тяжелых металлов / Е.А. Ерофеева, М.М. Наумова // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. – 2010. – № 1. – С. 140–143.

6. Ерофеева, Е.А. Двухфазная зависимость некоторых эколого-морфологических и биохимических параметров листовой пластинки березы повислой от уровня автотранспортного загрязнения / Е.А. Ерофеева, В.С. Сухов, М.М. Наумова // Поволж. экол. журн. – 2009. – № 4. – С. 288–295.
7. Жизнь растений. В 6 т. Т. 2. Грибы / под ред. М.В. Горленко. – М. : Просвещение, 1976. – 479 с.
8. Захаров, В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход) / В.М. Захаров. – М. : Наука, 1987. – 216 с.
9. Ибрагимова, Э.Э. Влияние техногенного химического загрязнения на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки *Armeniasca vulgaris* L. / Э.Э. Ибрагимова // Ученые записки Таврич. нац. ун-та им. В.И. Вернадского. Сер. Биология, химия. – Т. 23(62). – 2010. – № 3. – С. 62–67.
10. Лакин, Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. специальностей вузов / Г.Ф. Лакин. – 4-е изд., перераб. и доп. – М. : Высшая школа, 1990. – 352 с.
11. Лесоустроительная инструкция : утв. Приказом МПР России от 06.02.2008 г. № 31. – М. : [б. и.], 2008. – 56 с.
12. Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур) : утв. распоряжением Росэкологии от 16.10.2003 г. № 460-р. – М. : [б. и.], 2003. – 24 с.
13. Сергеев, П.Н. Лесная таксация / П.Н. Сергеев. – М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1953. – 311 с.
14. Palmer, A.R. Fluctuating Asymmetry: Measurement, Analysis, Patterns / A.R. Palmer, C. Strobeck // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1986. – № 17. – P. 391–421.

Interrelation of Infectious Agent *Inonotus Obliquus* (Pers.) Pil. on the Birch and Sizes of the Integrated Index of Fluctuating Asymmetry of Assimilation Apparatus

М.Е. Balandaykin

Ulyanovsk State University, Ulyanovsk

Key words and phrases: assimilation apparatus; *Betula pendula* Roth.; fluctuating asymmetry; *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil.

Abstract: The paper examines the features of the influence of phytopathological condition of the *Betula pendula* Roth. tree and the total industrial pollution on the value of the integral index of fluctuating asymmetry in the photosynthetic apparatus of birch. The ability of stressful factors to change the course of ontogenetic homeostasis of the tree has been assessed.

© М.Э. Баландайкин, 2012