

А.В. Куровский, Л.В. Куровская

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВОД р. ИРТЫШ НА АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА НАДПОЙМЕННЫХ ТЕРРАСАХ

Аннотация. На фоне общей тенденции снижения с юга на север средняя величина диаметра смоляных каналов в хвое сосен, произрастающих на надпойменных террасах в районе 980-го км от устья р. Иртыш, резко возрастала и статистически значимо отличалась от средних значений этого параметра на других пробных площадях. Сходная картина наблюдалась и в отношении ширины хвои исследуемых растений. В данном районе были зафиксированы минимальные значения ширины клеток мезофилла хвои. Многомерный анализ данных показал, что изменчивость анатомо-морфологических признаков хвои сосны, собранной на участке 980-го км от устья, определяется не географической широтой и не главными гидрохимическими показателями вод Иртыша, а какими-то другими, еще пока не учтенными факторами, очевидно, имеющими неблагоприятную природу.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, анатомо-морфологические параметры, гидрохимические показатели вод, многомерный анализ данных.

Не вызывает сомнения зависимость состояния растительных экосистем от факторов окружающей среды. Значение фитоиндикационных исследований особенно возрастает в местах течения крупных рек, испытывающих комплексную антропогенную нагрузку. Установление корреляций между различными параметрами растительных тканей, воды и почвы способствует выявлению сложных механизмов взаимодействия гидросферы и наземных экосистем. В широком смысле понятие «биоиндикация» включает в себя не только выявление последствий явно повреждающего воздействия внешних факторов на живые системы, но и изучение всего многообразия нейтральных реакций организма или экосистемы на изменение каких-либо параметров окружающей среды. В этом смысле именно древесная растительность прибрежной полосы может служить очень удобным объектом исследования. Известно, что изменения ионного состава речной воды могут в той или иной степени оказывать влияние и на морфофункциональные параметры растений поймы. Но вопрос о характере влияния гидро- и геохимической ситуации на морфологию и анатомию растений продолжает оставаться актуальным и недостаточно изученным в области теоретической и прикладной экологии.

Целью комплексной экспедиции «Пойма 2001» являлось изучение влияния общей электропроводности и кислотности (рН) воды реки Иртыш на мезоструктуру хвои сосны обыкновенной, произрастающей на надпойменных террасах.

Задачи исследования:

1. Скрининговые измерения электропроводности и рН в пробах воды р. Иртыш в нижнем течении и в устьях наиболее крупных притоков.

2. Анатомо-морфологический анализ хвои сосны в различных районах поймы р. Иртыш.

3. Обработка данных методами традиционной и многомерной статистики с целью выявления влияния гидрохимических показателей воды на исследуемые параметры растений.

Объект и методы исследования

Объект исследования – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Растения данного вида являются хорошо изученной моделью в фитоиндикационных исследованиях [1–3]. Образцами для анализа служили препараты, приготовленные из хвои растений второго года жизни, собранной из средней части кроны южной экспозиции. Возраст исследуемых деревьев – 25–30 лет.

Препараты хвои использовались для определения следующих морфо-анатомических параметров: толщина кутикулы, количество смоляных каналов, диаметр смоляных каналов, толщина клеток эндодермы, ширина клеток мезофилла, длина хвои, ширина хвои, ширина жилки.

Пробы собраны с семи площадей – участки надпойменных террас на 18, 405, 687, 980, 1218, 1240 и 1293-м километрах от устья р. Иртыш. Общее количество собранных и обработанных образцов – 140 шт., измеренных проб – 1350.

Первоначальный этап статистической обработки данных включал вычисление описательных статистик (среднего арифметического и стандартного отклонения) для изучаемых выборок. Значимость различий между выборками оценивали с использованием непараметрического критерия Вилкоксона–Манна–Уитни. Для более глубокого анализа были применены некоторые методы многомерной статистики [4].

Результаты и их обсуждение

При проведении измерений на участке Омск–Ханты-Мансийск обнаружено, что в пробах воды р. Иртыш электропроводность снижается по мере приближения к устью; это типично для многих рек. Однако данное снижение происходит не монотонно, а на фоне отдельных выраженных пиков (рис. 1), из которых наиболее заметной является точка «1049-й км» от устья – место впадения в Иртыш р. Ишим.

Изменение pH в пробах воды фактически повторяет изменение электропроводности с той разницей, что самое высокое значение кислотности воды (7,35) зарегистрировано не в устье р. Ишим, а на 70 км ниже по течению – на отметке «980-й км» от устья р. Иртыш (рис. 2).

В целом такая картина однонаправленных изменений электропроводности и pH с уменьшением по мере приближения к устью свидетельствует о том, что р. Иртыш, как и основные реки Российской Арктики, относится к рекам кальциево-гидрокарбонатного класса. Основной вклад в электропроводность и pH таких рек вносят ионы Ca^{2+} и HCO_3^- .

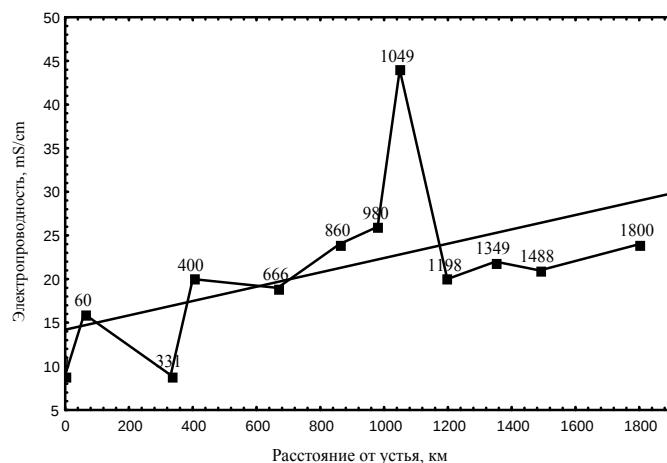


Рис. 1. Изменение электропроводности вод р. Иртыш на участке Омск–Ханты-Мансийск

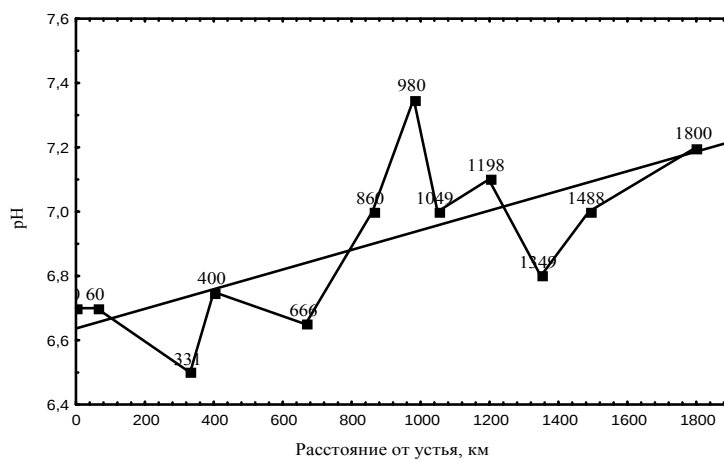


Рис. 2. Изменение pH вод р. Иртыш на участке Омск–Ханты-Мансийск

В известных работах по анатомии хвои наибольшее внимание уделяют таким параметрам, как мощность покровных тканей, структура и морфометрические характеристики ассимиляционной ткани, число и диаметр смоляных каналов [3].

На рис. 3 показано изменение числа (A) и диаметра (B) смоляных каналов в хвое исследованных деревьев сосны по ходу экспедиционного маршрута. Относительно количества смоляных каналов можно сказать, что однозначно прослеживается тенденция увеличения их количества с севера на юг. При этом вполне четко можно выделить три участка, различающихся по исследуемому признаку: район устья р. Иртыш; Tobол-Ишимская равнина; участок на территории Омской области.

Таким образом, количество смоляных каналов хорошо отражает смену природно-климатических зон, но фактически не несет информации о гидрохимическом и геохимическом фоне. Иная картина наблюдается при анализе диаметра смоляных каналов. На фоне общей тенденции снижения с юга на север средняя величина диаметра смоляных каналов в хвое сосен, произрастающих на 405-м и 980-м км резко возрастает (рис. 3, *В*). Причем точка «980-й км» и в этом случае выделяется показателем, статистически значимо отличающимся от остальных.

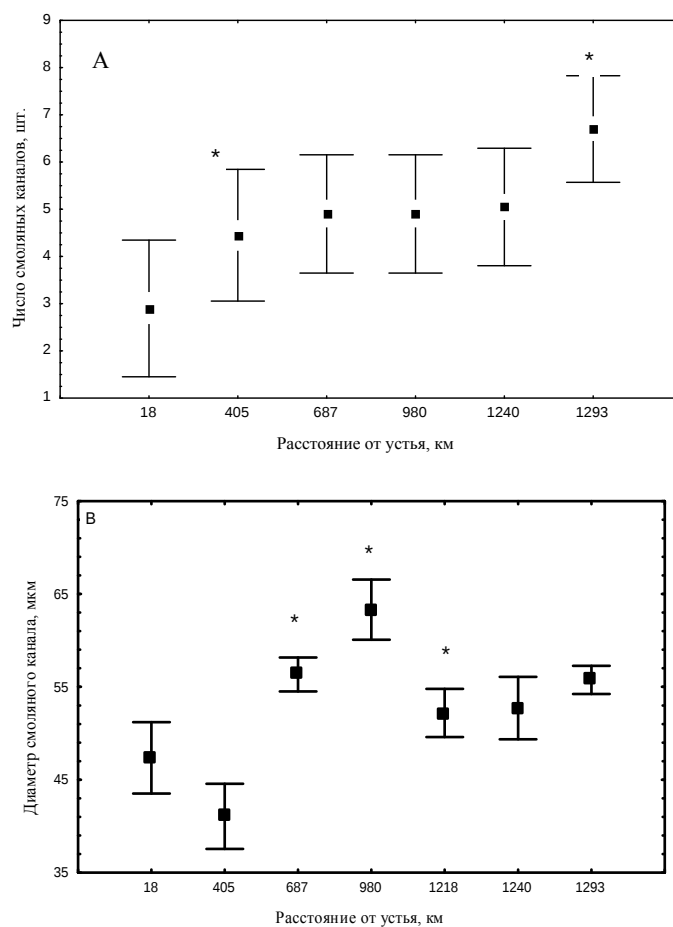


Рис. 3. Количество (*А*) и диаметр (*В*) смоляных каналов на поперечном срезе сосны обыкновенной надпойменных террас р. Иртыш. * $p < 0,05$

На рис. 4 показаны изменения основных морфометрических параметров хвои – длины и ширины на разных участках района исследований. Длина хвоинок достаточно монотонно снижается по мере приближения к Ханты-Мансийску, при этом наблюдается отклонение двух точек (1293-й и 980-й км)

от общей тенденции. В значениях ширины хвои также прослеживается заметное снижение с юга на север при некотором повышении в самых северных точках экспедиционного маршрута. Минимальные значения наблюдались при измерении проб, собранных на 687-м км (20 км выше впадения в Иртыш р. Тобол).

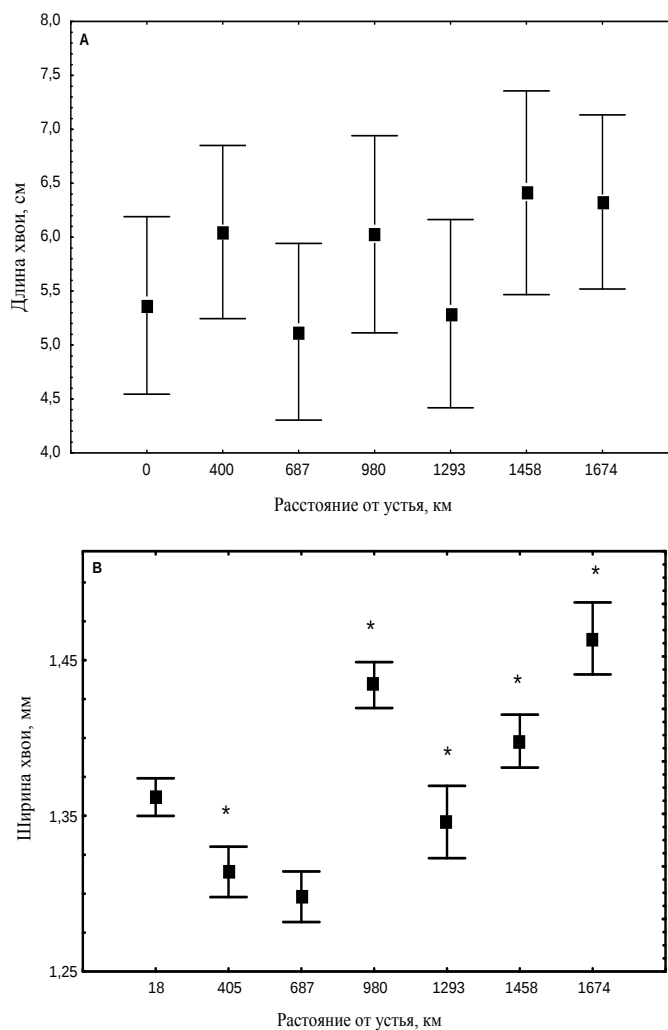


Рис. 4. Длина (А) и ширина (В) хвои сосны обыкновенной надпойменных террас р. Иртыш. * $p < 0,05$

Точка «980-й км» характеризовалась резким увеличением ширины хвои, эта величина статистически значимо превышала показатели, полученные во всех остальных пробах, кроме пробы «1674-й км», собранной примерно в 150 км от г. Омска.

Известно, что размеры хвои сосны варьируют в зависимости от индивидуальных анатомо-физиологических особенностей того или иного дерева [3]. Изменчивость по данному признаку изучена недостаточно [5]. Однако было показано, что влияние ряда факторов окружающей среды может вызывать и неспецифичные изменения размеров хвои сосны [6]. Так, под действием нитратов хвоя удлиняется, а под действием сульфитов – укорачивается. Рядом исследователей были получены схожие результаты: обнаружено, что соединения серы отрицательно влияют на размеры хвои и листовых пластинок растений [7–10], под влиянием азотсодержащих соединений размеры и масса хвоинок могут увеличиваться, а в отдельных случаях наблюдается даже явление гигантизма [11].

В наших исследованиях, проведенных на сосновых насаждениях г. Томска, показано, что в данных условиях длина хвои является малоинформативным признаком оценки состояния деревьев [1]. Это может быть связано прежде всего с тем, что состав и концентрация атмосферных примесей в условиях города с незначительной степенью аэротехногенного загрязнения (каким является г. Томск) сильно изменчивы. Именно высокая степень изменчивости (стандартное отклонение, представленное в виде «усов» на рисунке) не позволила выявить достоверных различий длины хвои между исследованными группами деревьев (рис. 4, *A*). Ширина хвои (см. рис. 4, *B*) является менее изменчивым параметром, т.к. в большей степени зависит от внутренней анатомии листового аппарата, а увеличение ширины хвои у растений, произрастающих в районе 980-го км, вполне может быть обусловлено повышением доли проводящей ткани. Мощность последней обычно возрастает в случае необходимости усиления транспортных процессов в листе. Очень часто это связано с активизацией процессов выведения и детоксикации каких-либо повреждающих агентов. Однако ценой такой адаптации нередко бывает угнетение главной функции листового аппарата – фотосинтетической. Структурно это может выражаться в уменьшении морфометрических характеристик клеток мезофилла – основной паренхимной ткани листа, содержащей хлоропласты.

Для проверки предположения о том, что увеличение диаметра смоляных каналов и ширины хвои, отмеченное нами у деревьев сосны в районе 980-го км от устья р. Иртыш, связано именно с описанной выше адаптивной реакцией, был проведен сравнительный анализ изменения в разных пробах хвои ширины жилки (совокупность проводящих пучков листа) и клеток мезофилла.

Полученные результаты представлены на рис. 5 и являются достаточно показательными.

Значительная часть исследований сосны обыкновенной как индикаторного вида связана с разного рода аэротехногенными загрязнениями. Поэтому мы считаем необходимым в рамках данной работы привести некоторые аргументы в пользу того, что наблюдаемые нами резкие отклонения исследуемых параметров у деревьев 980-го км были связаны именно с системой вода–почва, а не с атмосферными воздействиями. В разных точках экспедиционного маршрута были проанализированы изменения толщины двух основных структур хвои, выполняющих барьерную функцию: кутикулы и эндодермы.

Не приводя графических данных, можно отметить, что указанные параметры статистически значимо не различаются почти во всех точках, но в то же время для некоторых пробных площадей можно констатировать выраженную тенденцию уменьшения толщины либо кутикулы, либо эндодермы. В обоих случаях изменения наблюдаются на 980-м км.

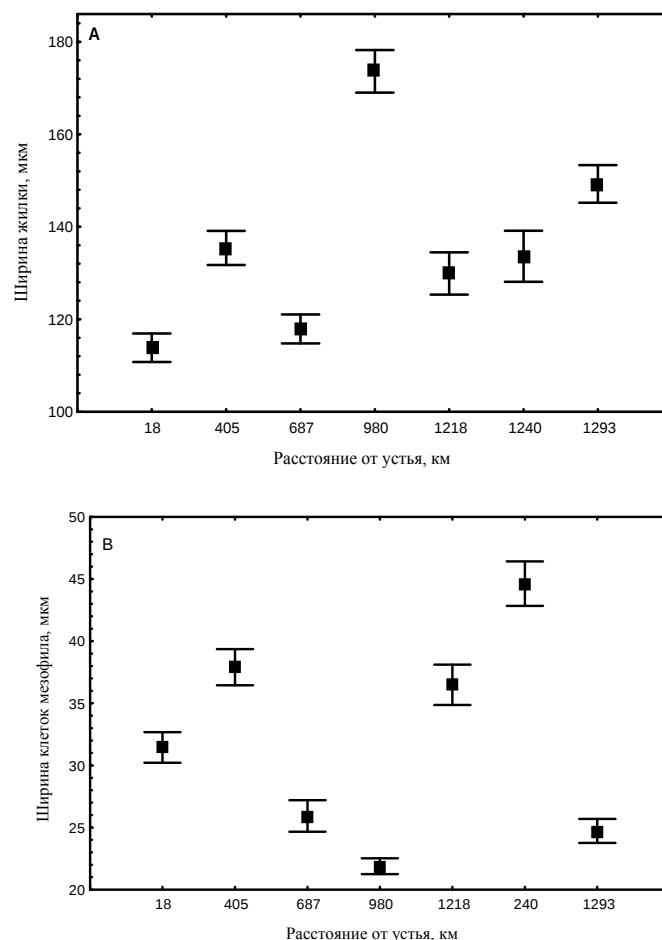


Рис. 5. Ширина жилки (А) и клеток мезофилла (В) в хвое сосны обыкновенной надпойменных террас р. Иртыш

Покровные ткани являются основным барьером между окружающей средой и внутренними органами хвои [12], поэтому их состояние является очень важным диагностическим признаком [13]. Кутикула – это жироподобный налет на поверхности листа, который вырабатывается клетками эпидермы в защитных целях. Кутикула предохраняет растения от избыточного испарения и проникновения болезнетворных агентов, ограничивает и частично регулирует газообмен со средой [14]. Толщина кутикулярного слоя на сосновой

хвое городских деревьев увеличивается, что можно рассматривать как приспособительную реакцию [15]. Эндодерма выполняет функцию пограничной ткани между внутренней и периферической частями хвои и отвечает за избирательный транспорт веществ к проводящим пучкам. Наблюдаемое утолщение этой ткани в городских условиях, очевидно, свидетельствует об усилении барьерных функций, направленных на ограничение поступления из воздуха токсических веществ в организм дерева [1]. Концентрируемые в хвое вредные вещества затем локализируются в апикальной части листа либо имеют вид точечных образований и впоследствии изолируются от здоровых тканей в форме некрозов. Мы считаем, что отсутствие увеличения толщины кутикулы и эндодермы (и даже некоторое снижение этих показателей) в хвое деревьев сосны, произрастающих в районе 980-го км, свидетельствует об отмеченных аномальных изменениях физико-химических и структурно-анатомических параметров деревьев и является ответом не на атмосферные, а на гидро- и геохимические изменения в окружающей среде.

С целью выявления дополнительных закономерностей, позволяющих сделать выводы о различиях изучаемых выборок по некоторым новым признакам, был проведен многомерный анализ полученных данных.

Для определения новых признаков использовали вычислительные методы многомерного шкалирования. Как известно, данная процедура предполагает поиск и интерпретацию «латентных (т.е. непосредственно не наблюдаемых) переменных», дающих возможность пользователю объяснить сходство (различия) между объектами, заданными точками в исходном пространстве признаков [4]. Выявление новых переменных осуществлялось посредством обработки массива исходных данных в программе PAST. Две новые оси обозначили dim1 и dim2.

В табл. 1 представлены результаты дискриминантного анализа проверки достоверности новых переменных.

Таблица 1

Результаты χ^2 -анализа (в модуле «дискриминантный анализ») двух новых переменных, полученных посредством многомерного шкалирования

Переменная	Eigen-Value	Canonical R	Wilks' Lambda	Chi-Sqr.	df	p-level
0	2,943697	0,863962	0,189245	223,9037	12	0,000000
1	0,339897	0,503661	0,746326	39,3537	5	0,000000

Как видно из таблицы, различия по осям дискриминантного анализа достоверны с вероятностью, приближающейся к 100%.

После проверки значимости новых признаков был осуществлен корреляционный анализ новых переменных и исходных признаков. К числу последних были добавлены: величины pH и электропроводности проб речной воды, взятых в местах сбора растительного материала; данные о накоплении ионов в хвое изучаемых деревьев.

На рис. 6, 7 представлены результаты корреляционного анализа в сочетании с категоризированной диаграммой рассеяния, показывающей расположе-

ние объектов изучаемого массива относительно осей, образованных двумя новыми компонентами.

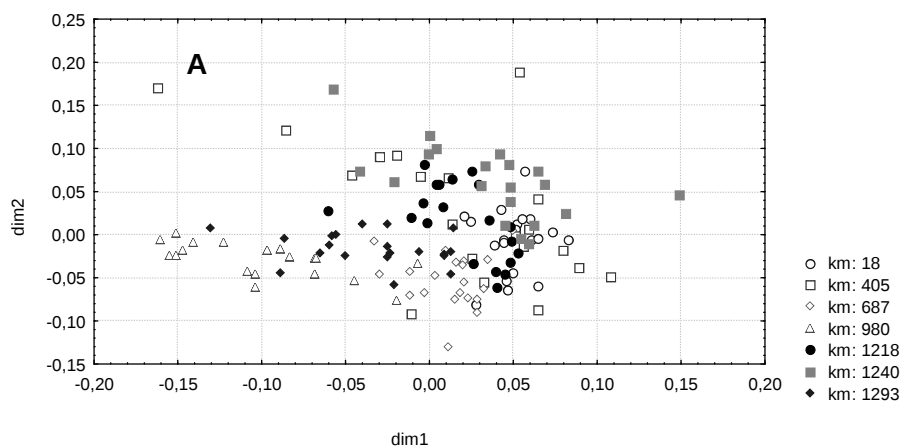


Рис. 6. Категоризированная диаграмма расположения объектов изучаемого массива относительно главных осей, полученных в результате операции многомерного шкалирования

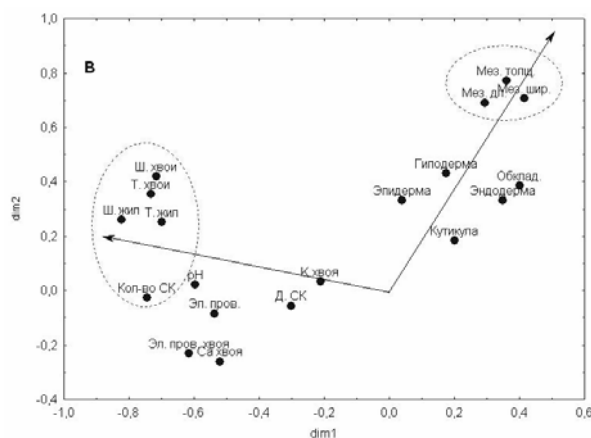


Рис. 7. Корреляционная диаграмма расположения признаков относительно главных осей, полученных в результате операции многомерного шкалирования

Выделенные экспериментальные группы объектов имеют отличия в направлении обеих главных осей. Однако вклад исходных признаков в эти различия неодинаков. В направлении оси dim1 основной вклад в изменчивость вносят такие исходные признаки, как ширина и толщина хвои, ширина и толщина жилки, количество смоляных каналов (см. рис. 7). Чуть меньше, но значимо, влияют на распределение объектов по данной оси физико-химические параметры: рН и электропроводность воды, электропроводность экстрактов хвои, содержание в

хвое ионов кальция. В направлении оси dim2 главный вклад в межгрупповую изменчивость вносят параметры клеток мезофилла: длина, ширина, толщина.

Для проверки неслучайности выявленных различий в модуле «дискриминантный анализ» были определены уровни значимости, значения F-критерия и расстояния Махаланобиса для каждой группы объектов (табл. 2).

Таблица 2

Показатели неслучайности различий между исследуемыми группами объектов

A	G 1:18	G 2:405	G 3:687	G 4:980	G 5:1218	G 6:1240	G 7:1293
G 1:18		0,93255	3,85579	21,12079	0,65461	2,82820	6,61579
G 2:405	0,93255		4,80430	18,15657	0,08663	1,56640	5,22399
G 3:687	3,85579	4,80430		8,79386	3,63637	11,57207	1,56414
G 4:980	21,12079	18,15657	8,79386		16,77538	29,60377	4,10744
G 5:1218	0,65461	0,08663	3,63637	16,77538		2,27739	4,37369
G 6:1240	2,82820	1,56640	11,57207	29,60377	2,27739		12,34638
G 7:1293	6,61579	5,22399	1,56414	4,10744	4,37369	12,34638	
B	G 1:18	G 2:405	G 3:687	G 4:980	G 5:1218	G 6:1240	G 7:1293
G 1:18		0,014177	0,000000	0,000000	0,048995	0,000005	0,000000
G 2:405	0,014177		0,000000	0,000000	0,665550	0,000912	0,000000
G 3:687	0,000000	0,000000		0,000000	0,000000	0,000000	0,000921
G 4:980	0,000000	0,000000	0,000000		0,000000	0,000000	0,000000
G 5:1218	0,048995	0,665550	0,000000	0,000000		0,000048	0,000000
G 6:1240	0,000005	0,000912	0,000000	0,000000	0,000048		0,000000
G 7:1293	0,000000	0,000000	0,000921	0,000000	0,000000	0,000000	
C	G 1:18	G 2:405	G 3:687	G 4:980	G 5:1218	G 6:1240	G 7:1293
G 1:18		4,39633	18,17730	99,5695	3,08601	13,3330	31,18873
G 2:405	4,39633		22,64884	85,5952	0,40840	7,3845	24,62740
G 3:687	18,17730	22,64884		41,4568	17,14287	54,5541	7,37382
G 4:980	99,56946	85,59524	41,45676		79,08393	139,5607	19,36362
G 5:1218	3,08601	0,40840	17,14287	79,0839		10,7363	20,61883
G 6:1240	13,33295	7,38445	54,55407	139,5607	10,73627		58,20438
G 7:1293	31,18873	24,62740	7,37382	19,3636	20,61883	58,2044	

Примечание. А – расстояние Махаланобиса, В – уровни значимости, С – значения F-критерия.

Проанализировав данные представленных таблиц и графиков, можно с уверенностью сказать, что многомерный анализ, являясь независимой процедурой, особенно четко отразил обособленность группы объектов-признаков, которую мы обозначили как «980-й км». Шкалирование также показало, что у объектов данной группы наибольшие значения имеет новая компонента dim1, а наименьшие – dim2.

Таким образом, изменчивость для хвои, собранной на участке 980-го км, определяется не главными исследованными гидрохимическими параметрами, а какими-то другими, еще пока не учтенными факторами. Эти факторы, скорее всего, имеют выраженную неблагоприятную природу, т.к. компонента, определяемая параметрами клеток мезофилла у группы объектов 980-го км, характеризуется наименьшими значениями. Это, очевидно, связано с угнетением синтетических процессов в листовом аппарате. Наибольшие значения параметров, связанных с проводящими функциями листа, могут указывать на компенсаторные физиолого-морфологические реакции растений.

Литература

1. Куровская Л.В. Морфофункциональные особенности хвойных растений в условиях городской среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2002. 22 с.
2. Побединский А.В. Сосна. М.: Лесная промышленность, 1979. С. 4–38.
3. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 89 с.
4. Ефимов В.М., Ковалева В.Ю. Многомерный анализ биологических данных: Учеб. пособие. 3-е изд., испр. и доп. СПб.: RIZO-печать, 2008. 96 с.
5. Мамаев. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 283 с.
6. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Под ред. Р. Шуберта. М.: Мир, 1988. 350 с.
7. Рябинин В.М. Лес и промышленные газы. М.: Лесная промышленность, 1965. 93 с.
8. Сергейчик С.А. Устойчивость древесных растений в техногенной среде. Минск: Наука и техника, 1994. 279 с.
9. Пастернак П.С., Ворон В.П., Стельмахова Т.Ф. Воздействие загрязнения атмосферы на сосновые леса Донбасса // Лесоведение. 1993. № 2. С. 28–38.
10. Пахарькова Н.В. Замедленная флуоресценция хлорофилла хвойных в условиях техногенного загрязнения атмосферы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1999. 22 с.
11. Аугустайтис А.А. Особенности формирования надземной фитомассы сосновых молодняков в условиях загрязнения природной среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеониздат, 1989. Т. 12. С. 32–51.
12. Барахтенова Л.А., Брянцева З.Н. Пути биохимической адаптации хвойных к техногенным условиям // Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития. Киев: Наукова думка, 1990. С. 3–5.
13. Кулагин Ю.З. Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. 125 с.
14. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.
15. Гетко Н.В. Растения в техногенной среде: Структура и функция ассимиляционного аппарата. Минск: Наука и техника, 1989. 208 с.