

**АДАПТАЦИЯ СТРУКТУРЫ ЛИСТА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR*)
К ЗАГАЗОВАННОСТИ ВОЗДУХА**

**ADAPTATION OF THE LEAF STRUCTURE OF OAK PETIOLATE (*QUERCUS ROBUR*)
TO THE GAS CONTENT OF THE AIR**

Попова В.Т., кандидат биологических наук, доцент ФГБОУ ВО «ВГЛТУ имени Г.Ф.Морозова», Россия, Воронеж.

Popova V.T., Candidate of Biological Sciences, associate professor FSBEI HE “VSUFT named after G. F. Morozov”, Russian Federation, Voronezh.

Попова А.А., кандидат биологических наук, доцент ФГБОУ ВО «ВГЛТУ имени Г.Ф.Морозова», Россия, Воронеж.

Popova A.A., Candidate of Biological Sciences, associate professor FSBEI HE “VSUFT named after G. F. Morozov”, Russian Federation, Voronezh.

Аннотация. Проведенные исследования выявили возможные пути адаптации дуба черешчатого на органно-организменном уровне организации и установили влияние загазованности растений на морфогенез тканей. Было показано изменение морфолого-анатомической структуры листа в условиях загазованности атмосферы.

Abstract. The conducted studies have revealed possible ways of adaptation of oak petiolate at the organ-organizational level of the organization and established morphological and anatomical structure of the leaf under conditions of atmospheric gas contamination were shown.

Ключевые слова: дуб черешчатый, адаптация, загазованность, морфогенез.

Key words: petiolate oak, adaptation, gas contamination, morphogenesis.

Адаптация вида может рассматриваться как процесс формирования его биоразнообразия, включает в себя два основных аспекта: генетический и экологический. Экологические адаптации как реакция организма на изменения факторов внешней среды глобального, регионального или местного уровня, также приводят к формированию изменчивости популяций. При этом, на уровне фенотипа (а возможно, и генотипа) закрепляются ответные нормы реакции, что проявляется в наличии отличных друг от друга форм в популяциях, которые обуславливают приспособляемость вида в данных условиях среды [4]. У древесных пород в качестве основных изучаются три группы признаков-маркеров: структурные (морфологические), отражающие особенности строения формы и размеров органов и их частей; физиологические, характеризующие особенности физиолого-биохимических процессов; биохимические и молекулярно-генетические, выявляющие изоферментные вариации, изменения на уровне генома [3].

Среди структурных признаков на примере хвойных изучается полиморфизм анатомического строения, расположения смоляных каналов, строения и окраски шишек, изменчивость репродуктивных органов [6]. Определяли продолжительность

жизни хвои, сезонную изменчивость пигментов хвои, жирность семян, рост и продуктивность сосны и др. параметры [9,10]. У березы определяются параметры листовой пластинки, форма плодовых чешуй, опушенность листьев [3]. У букавосточного изучаются прилистники и шишковидные образования купул, лопастность, зубчатость околоцветника мужских цветков. К признакам, характеризующим физиологические параметры, растений относятся интенсивность дыхания, фотосинтеза, транспирации, продуктивность и др.

Семериков и Глотов [7] для характеристики изменчивости использовали счетные морфологические признаки листьев и генеративных органов дуба – плодоноса, плюски, желудей, что позволило им выделить на Кавказе 6 групп популяций, в Поволжье и Предуралье – 5 групп популяций дуба черешчатого.

Каждый вид древесных растений имеет свою амплитуду адаптационных возможностей, которая в меру потенциальных способностей растений проявляется весьма различно в разных условиях внешней среды и, в частности, в разных условиях загазованности атмосферы.

Целью исследования является выявление адаптивных возможностей дуба черешчатого на анатомо-морфологическом уровне в разных условиях загазованности.

В нашей работе мы сосредоточили свое внимание на изучении влияния автотранспортного комплекса на анатомические и морфологические показатели дуба черешчатого, так как суммарный годовой выброс в атмосферу загрязняющих веществ в Воронежской области составляет в настоящее время 414,5 тыс. тонн [5].

Вклад автотранспорта в загрязнение атмосферы г. Воронежа в разные годы варьирует, но сохраняется тенденция значительного доминирования в общем загрязнении атмосферы и увеличения этой доли год от года. Так по данным городского природоохранного ведомства основной вклад в загрязнение атмосферы вносят транспортный комплекс (80%) и предприятия теплоэнергетики, химической промышленности [2; 9]. Уже в более поздних исследованиях Акимовым с соавторами было показано, что в г. Воронеже вклад автотранспорта в эмиссию загрязняющих веществ превышает 90%. Максимальное содержание вредных веществ в приземном слое атмосферы наблюдается в самые теплые месяцы года [1], т.е. когда происходит цветение, оплодотворение, формирование семени у древесных и травянистых растений с непосредственным влиянием на начальные этапы эмбриогенеза, что впоследствии может стать причиной различных патологий при прорастании семян и росте новых растений.

Объекты и методы исследования

Экспериментальные исследования проводились в дубравах в районе 491 км автодороги Москва-Воронеж, расположенных в 53 квартале Животиновского лесничества Учебно-Опытного лесхоза Воронежского государственного лесотехнического университета. Исследования проводили на двух опытных площадях: в глубине лесного массива (в 2,5 км от автодороги) и у автомагистрали.

В течение вегетационного периода были отобраны листья дуба черешчатого, находившиеся в разных условиях загазованности. Сбор листьев осуществлялся с сеянцев

первого года жизни. По каждому варианту опыта отбирали по три типичных растения. Все исследования осуществлялись в 3-х повторностях.

При изучении анатомических показателей проводили по 20–30 измерений для статистической обработки.

Схема опыта содержала следующие варианты:

Контроль – отсутствие загазованности, 0%. Опыт – до 100% загазованности (древостой, растущие у автомагистрали Воронеж-Москва).

Результаты исследований

Результаты морфологического анализа листовых поверхностей сеянцев дуба черешчатого представлены в таблице 1. Сеянцы, выращенные из желудей, собранных около автомагистрали, где высокая степень загазованности атмосферы, на 273 день с момента посадки имеют среднее количество листьев – $3,4 \pm 0,2$, длина первых трех листьев варьировала в интервале от $3,6 \pm 0,4$ см до $3,9 \pm 0,3$ см, ширина – от $1,7 \pm 0,2$ см до $1,9 \pm 0,2$ см. В 313 день с момента посадки количество листьев – $2,6 \pm 0,4$, минимальная длина первых трех листьев, составила от $1,6 \pm 0,4$ см., максимальная – $2,4 \pm 0,4$ см, ширина листьев в пределах от $0,8 \pm 0,2$ см. до $1,4 \pm 0,2$ см. Различия между измерениями по всем показателям достоверны ($P < 0,05$), Снижение средних значений количества листьев, длины, ширины листовой пластинок объясняется засыханием листьев и исключением поврежденной поверхности, либо целого листа из измерения.

Сеянцы, выращенные из желудей, собранных в глубине лесного массива, где низкая степень загазованности атмосферы, на 273 день момента посадки имеют среднее количество листьев – $5,5 \pm 0,2$, длина первых трех листьев варьировала в интервале от $4,1 \pm 0,3$ см до $4,8 \pm 0,3$ см, ширина от $2,1 \pm 0,2$ см до $2,6 \pm 0,2$ см. В 313 день с момента посадки количество листьев – $7,4 \pm 0,5$, минимальная длина первых трех листьев составила от $2,9 \pm 0,4$ см, максимальная – $4,0 \pm 0,3$ см, ширина листьев варьировала в пределах от $1,9 \pm 0,5$ см до $2,2 \pm 0,2$ см. Различия между измерениями достоверны по показателям количества листьев, длины первого листа ($P < 0,05$).

Отмечено увеличение количества листьев. Длина и ширина листовых пластинок несколько снижалась из-за засыхания части листовой пластинки, либо полного засыхания листа. Сравнение сеянцев, выращенных при разной степени загазованности, показало; желуди, собранные в глубине лесного массива, дают устойчивое, активно растущее потомство, у которых увеличивается среднее количество листьев, а также увеличивается листовая поверхность. Результаты нашего исследования сходны с ранее полученными выводами по представителю рода *Quercus* дубу монгольскому.

Ослабление фотосинтетической активности при загазованности связано дефектами фотосинтетического аппарата, возникающими при формировании листа в условиях сильной загазованности. В таблице 2 отражена анатомическая структура листовой пластинки дуба черешчатого, сформированной при различной степени загазованности.

Таблица 1. Морфологические параметры листьев сеянцев, выращенных при разной степени загазованности.

Группа проростков	Высокая степень загазованности		Низкая степень загазованности	
	273 день с момента посадки	313 день с момента посадки	273 день с момента посадки	313 день с момента посадки
Показатели				
Число листьев	3,4 0,2***	2,6 ± 0,4***	5,5 ± 0,2	7,4 ± 0,5
Длина первоголиста, см	3,7 ± 0,3	2,1 ± 0,4	4,1 ± 0,3	2,9 ± 0,4
Ширина первоголиста, см	1,7 ± 0,2	1,0 ± 0,2	2,1 ± 0,2	1,9 ± 0,5
Длина второго листа, см	3,9 ± 0,3*	2,4 ± 0,4*	4,3 ± 0,3	3,7 ± 0,4
Ширина второго листа, см	1,8 ± 0,1*	1,4 ± 0,2*	2,3 ± 0,2	2,0 ± 0,2
Длина третьеголиста, см	3,6 ± 0,4*	1,6 ± 0,4***	4,8 ± 0,3	4,0 ± 0,3
Ширина третьего листа, см	1,9 ± 0,2**	0,8 ± 0,2***	2,6 ± 0,2	2,2 ± 0,2

Обозначения: * - различия между сеянцами из желудей, собранных на опытных территориях, достоверны $P < 0,05$; ** - различия достоверны $P < 0,01$; *** - различия достоверны $P < 0,001$.

Таблица 2. Анатомическая структура листа дуба черешчатого, сформированная при различной степени загазованности

Ткани	Толщина листовой пластинки	Толщина верхней эпидермы	Толщина нижней эпидермы	Толщина столбчатого мезофилла	Толщина губчатого мезофилла
Степень загазованности					
Низкая степень загазованности (в глубине лесного массива)	265,0 ± 1,2	12,1 ± 0,7	9,3 ± 0,4	37,3 ± 10,6	37,9 ± 0,8
Высокая степень загазованности (у автомагистралей)	163,7 ± 10,8	6,5 ± 0,2	6,41 ± 0,3	14,7 ± 0,4	16,1 ± 0,5

Как видно из таблицы 2, у листьев дуба черешчатого повышение загазованности вызывало снижение общей толщины листовой пластинки, величина которой уменьшилась на почти на 60%. Подробный структурный анализ всех тканей листа при разной степени загазованности показал, что размеры клеток всех изучаемых тканей изменяются в зависимости от уровня загазованности.

Клетки эпидермиса у листьев дуба черешчатого с криволинейными или волнистыми стенками. Максимальных размеров эпидерма достигает в контрольном варианте, где наблюдаются более благоприятные условия. Ухудшение условий местообитания сказывается на размерах как верхней, так и нижней эпидермы. Толщина верхней и нижней эпидермы снижалась примерно на 30%.

Как было установлено, уменьшение общей толщины листовой пластинки у дуба черешчатого при изменении уровня загазованности обусловлено в основном уменьшением толщины ассимилирующей ткани, как губчатой, так и столбчатой. Анализируя таблицу, можно отметить, что увеличение загазованности воздуха приводило к заметному уменьшению толщины мезофилла, особенно столбчатого. Его величина составляла примерно около 60% от контроля. Губчатый мезофилл изменялся в значительно меньшей степени.

Особое значение для функциональной деятельности листа имеет сокращение мезофилла, как столбчатого, так и губчатого. Известно, что этим тканям присуща физиологическая специализация в листе, Основная фотосинтетическая деятельность листа связана со столбчатой тканью, для которой характерен более высокий уровень синтеза белка. Это обуславливает рост клеток и новообразования пластид на протяжении всего периода роста листа. В губчатой ткани эти процессы прекращаются рано. Губчатая паренхима

преимущественно специализирована на транспортировании ассимилятов из листа. При сильной загазованности толщина губчатого мезофилла уменьшается почти на 30%.

Изменение толщины мезофилла можно, по-видимому, считать биологической реакцией листьев на повышение загазованности воздуха, так как такая зависимость характерна не только для дуба черешчатого, но и для других древесных растений - клена остролистного и березы повислой [8].

Заключение

В результате полевых и лабораторных исследований особенностей развития морфологических анатомических структур листа дуба черешчатого в разных условиях загазованности установлено, что нарушается морфогенез тканей листа. Об этом свидетельствует снижение длины и ширины листовой пластинки, снижение толщины листовой пластинки при высокой степени загазованности атмосферы, которая происходит за счет уменьшения толщины мезофилла, особенно столбчатого, одновременно снижается толщина эпидермы, как верхней, так и нижней, хотя и в меньшей степени.

Таким образом, при высокой степени загазованности наблюдается четкая взаимосвязь структурных и функциональных изменений ассимиляционного аппарата дуба черешчатого.

Список литературы

1. Акимов Л.М. Экологическая оценка загрязнения воздушного бассейна автотранспортом в зависимости от состояния атмосферы города Воронежа / Акимов Л.М., Якушев А.Б., Куролап С.А. // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. – 2011. - №2. – С. – 158-165.
2. Джувеликян Х. А. Влияние техногенных факторов на городские и пригородные ландшафты Центрального Черноземья / Х.А. Джувеликян // Вестник ВГУ, Серия: Химия. Биология. Фармация. – 2010. - № 1. – С. 68 -75.
3. Егоров М.Н. Введение в фенетику древесных растений / М.Н. Егоров. –Воронеж: Изд-во Воронеж, гос. Ун-та, 2004. – 119 с.
4. Матяш Ч. Генетические и экологические ограничения адаптации / Ч. Матяш // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: материалы Между нар. Симп. (25-30 сентября 1989 г., Воронеж). –М., 1989. –С. 60-67.
5. Овчинникова Т.В. Оценка негативных воздействий хозяйственной деятельности человека на территории Воронежской области / Т.В. Овчинникова // Экологическая оценка и картографирование. – 2008. - № 4. – С. 8-12.
6. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная: Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1964. –192 с.
7. Семериков Л.Ф. Популяционная структура дуба черешчатого / Л.Ф. Семериков, Н.В. Глотов // Физиологическая и популяционная изменчивость (популяционная изменчивость): сб. науч. Тр. – Саратов, 1983. –С. 81-83.
8. Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений / Ю.Л. Цельникер. – М.: Наука, 1988. – 215 С.

9. Plomion, C. Et al. Oak genome reveals facets of long lifespan / C. Plomion // Nature Plants. – 2016. – 4. – P. 440-452. – DOI 10.1038/s41477-018-0172-3. – уникальность дубов, большая экологическая пластичность и долгожительство.
10. Ross W.F., Cameron T.B., Taylor J.E., Salisbury A., Halstead A.J., Henricot B., et al. 2012. The domestic garden – Its contribution to urban green infrastructure. Urban Forestry & Urban Greening. 11: 129-137, <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2012.01.002>

References

1. Akimov L. M., Yakushev A. B., Kurolap S. A. Ecological assessment of air pollution by motor transport depending on the state of the atmosphere of the city of Voronezh // Bulletin of the Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology. – 2011. – No. 2. – p. – 158–165.
2. Juvelikyan H. A. Influence of technogenic factors on urban and suburban landscapes of the Central Chernozem region / H. A. Juvelikyan // Bulletin of VSU, Series: Chemistry. Biology. Pharmacy. – 2010. – No. 1. – p. 68 –75.
3. Egorov M. N. Introduction to the phenetics of woody plants / M. N. Egorov. – Voronezh: Voronezh Publishing House, State University, 2004. – 119 p.
4. Matyash Ch. Genetic and ecological limitations of adaptation / Ch. Matyash // Forest genetics, selection and physiology of woody plants: materials between nar. Simp. (September 25-30, 1989, Voronezh). – M., 1989. – p. 60–67.
5. Ovchinnikova T. V. Assessment of negative impacts of human economic activity on the territory of the Voronezh region / T. V. Ovchinnikova // Environmental assessment and mapping. – 2008. – No. 4. – p. 8–12.
6. Pravdin L. F. Scots pine: Variability, intraspecific systematics and selection / L. F. Pravdin. – M.: Nauka, 1964. – 192 p.
7. Semerikov L. F. Population structure of Quercus robur / L. Semerikov, N. In. Glotov // Physiological and population variability (population variability): SB. Nauch. Tr. – Saratov, 1983. – P. 81–83.
8. Zelniker Y. L. Physiological basis of hardiness of woody plants / Y. L. Zelniker. – M.: Nauka, 1988. – 215 P.
9. Plomion, S. et al. The oak genome reveals the facets of longevity / C. Plomion // Natural Plants. – 2016. – 4. – PP. 440–452. – DOI 10.1038/s41477-018-0172-3. –the uniqueness of oaks, great ecological plasticity and longevity.
10. Ross V.F., Cameron T.B., Taylor J., Salisbury A., Halstead A., Henricot B., et al. 2012. The inner Garden is its contribution to the city’s green infrastructure. Urban forestry and urban greening. 11: 129–137, <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2012.01.002>