

УДК 575.174.015.3

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СРЕДЫ В РЕСПУБЛИКЕ БЕЛАРУСЬ С РАЗЛИЧНОЙ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКОЙ ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ ПОЛИМОРФНЫХ МАРКЕРОВ КЛЕВЕРА ПОЛЗУЧЕГО *TRIFOLIUM REPENS* L.

О. В. ЛОЗИНСКАЯ¹⁾

¹⁾Белорусский государственный университет,
Международный государственный экологический институт им. А. Д. Сахарова,
ул. Долгобродская, 23/1, 220070, Минск, Беларусь

По соотношению фенотипов и динамике изменчивости морфологических признаков у *Trifolium repens* L. показано, что наибольшая генетическая стабильность наблюдается в популяциях в местах естественных ландшафтов. Наименьшая генетическая стабильность была выявлена в местах с интенсивным автотранспортным движением и наличием промышленных объектов. Отмечено возрастание числа измененных генотипов под влиянием антропогенных факторов почти вдвое: 10 на естественных территориях и 17–23 на территориях с антропогенной нагрузкой.

Ключевые слова: антропогенная нагрузка; генетический полиморфизм; клевер ползучий (*Trifolium repens* L.); элементный дисбаланс.

ESTIMATION OF ENVIRONMENTAL SITUATION IN THE REPUBLIC OF BELARUS WITH VARIOUS ANTHROPOGENEOUS LOAD BY THE INDICATORS OF POLYMORPHIC MARKERS CLOVER CREEPING *TRIFOLIUM REPENS* L.

O. V. LOZINSKAYA^a

^aBelarusian State University, International Sakharov Environmental Institute,
Dolgobrodskaya street, 23/1, 220070, Minsk, Belarus

By the ratio of phenotypes and the dynamics of variability of morphological characters in *Trifolium repens* L. it was shown that the greatest genetic stability is observed in populations in the places of natural landscapes. The lowest genetic stability was found in the places with heavy traffic and in the places with industrial facilities. It was determined that an increase in the number of altered genotypes under the influence of anthropogenic factors was almost doubled: 10 in natural areas and 17–23 in areas with anthropogenic load.

Key words: antropogenic load; genetic polymorphism; clover creeping (*Trifolium repens* L.); elemental imbalance.

Образец цитирования:

Лозинская О. В. Оценка состояния экологической среды в Республике Беларусь с различной антропогенной нагрузкой по показателям полиморфных маркеров клевера ползучего *Trifolium repens* L. // Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология. 2018. № 3. С. 34–42.

For citation:

Lozinskaya O. V. Estimation of environmental situation in the Republic of Belarus with various anthropogeneous load by the indicators of polymorphic markers clover creeping *Trifolium repens* L. J. Belarus. State Univ. Ecol. 2018. No. 3. P. 34–42 (in Russ.).

Авторы:

Ольга Владиславовна Лозинская – старший преподаватель кафедры общей экологии, биологии и экологической генетики.

Authors:

Olga V. Lozinskaya, lecturer of the department of general ecology, biology and enviromental genetic.
aromia@rambler.ru

Введение

В настоящее время экосистемы подвергаются мощному разнофакторному антропогенному давлению из-за попадания в них значительного количества различных загрязняющих веществ, многие из которых аккумулируются в почве и воде, тем самым подвергая опасности здоровье человека. Антропогенное воздействие в отдельных случаях ставит на грань выживания многие биогеоценозы.

Большинство видов растений в процессе микроэволюции адаптировались к существованию в неблагоприятных условиях действия антропогенных факторов. Результатом этого явились изменения у некоторых из них в морфологии и обмене веществ, произошедшие вследствие накопления груза мутаций. Было установлено, что в условиях загрязнения среды обитания синантропная флора отвечает появлением разнообразных морф [1, с. 51]. Это явилось побудительным моментом для использования растений в качестве биоиндикаторов экологической чистоты местности. Так, неспецифический показатель отклонения от нормы развития клевера ползучего, обусловленный влиянием различных стрессовых факторов, в том числе загрязнением некоторыми химическими элементами, успешно применяется для оценки среды [2, с. 158; 3; 4, с. 276].

Для выявления загрязнителей различного происхождения приходится прибегать к сложным химическим анализам, которые требуют соответствующего оборудования, больших материальных затрат и не всегда доступны. Поэтому были найдены биоиндикаторы среди растений и разработаны экономически и технически доступные методы [5, с. 120].

Типичный для местообитаний, связанных с деятельностью человека, клевер ползучий *Trifolium repens* L. используется для определения степени загрязнения воздуха и почв. Всестороннее изучение популяций, обитающих в разнотипных условиях, и постоянный мониторинг их структурных изменений, вызванных популяционными волн, дрейфа генов и других причин, позволяет установить уровень экологического благополучия среды [6, с. 143].

Многими авторами отмечается высокая степень полиморфизма у популяций фитоиндикаторов, испытывающих значительную антропогенную нагрузку. Так, популяции клевера ползучего подвергаются вытаптыванию, выкашиванию, рекреации, закислению, воздействию выхлопных газов и автотранспорта. Их широкое распространение в исследуемых биоценозах, быстрая смена фаз и доступность для отбора проб позволяют использовать это растение в качестве объекта фитоиндикации [7, с. 78].

В качестве одного из показателей антропогенного воздействия рассматривается генетический полиморфизм по форме «седого» рисунка на листовой пластинке, который различается окраской, интенсивностью проявления, размером, расположением и рядом других морфологических признаков. Изучение механизма адаптации, проявляющегося в поддержании полиморфизма, обусловленного адаптивными эффектами сверхдоминирования, когда различные аллели сохраняются в популяции благодаря балансирующему отбору, дающему преимущество гетерозиготным особям, является актуальным направлением в экологии.

Материалы и методы исследования

Сбор материала листовых пластинок *T. repens* L. проводился в июне-июле месяце в течение 2009–2012 гг. в экологически различающихся ландшафтах, испытывающих антропогенное воздействие и условно чистых. Собрано около 45 тыс. листьев из 56 точек на территории г. Минска, 12 тыс. листьев в 15 точках г. Гомеля, 8,8 тыс. листьев в 11 точках г. Хойники и 9,6 тыс. листьев в 12 точках БГБЗ.

Для определения фенотипов случайно закладывались пробные площадки в разных условиях произрастания и с разной степенью антропогенной нагрузки. Подсчет и анализ листьев растений *Trifolium repens* L. с разными формами «седых» пятен на листьях и определение фенотипов проводили по методике Шварцмана [8], сравнивая изображение на листовой пластинке с генотипом (табл. 1).

Таблица 1

Генетическая детерминация разнообразия формы «седых» пятен на листьях *Trifolium repens* L.

Table 1

Genetic determination of the diversity of the form of «gray» spots on the leaves of the *Trifolium repens* L.

Аллель	Фенотип	Символ фенотипа (фена)
v	Пятно отсутствует	O
V	Полное пятно	A
V^H	Полное пятно, высокое	A^H
V^B	Разорванное пятно	B
V^{Bh}	Разорванное высокое	B^H
V^P	Центральная верхняя точка	C
V^F	Большое сплошное пятно у основания	D
V^S	Низкое треугольное пятно у основания	E

Полученные данные обработаны статистически с использованием пакета прикладного программного обеспечения «Statistica», 8.0 и Excel.

Частота встречаемости различных генотипов и фенотипов была представлена долей растений того или иного генотипа в данной выборке для конкретного местообитания, выраженная в процентах [9, с. 30–31].

С помощью программы Excel рассчитывались стандартные показатели внутривидового разнообразия – среднее число морф μ и доля редких морф h , а также их статистические ошибки S_{μ} и S_h соответственно [10]. Все вышеупомянутые показатели рассчитывались в отдельности для выборок из каждой точки сбора на изучаемых территориях. Уровень значимости принимали $p < 0,05$.

Результаты исследования и их обсуждение

Анализ соотношения фенотипов и динамики изменчивости морфологических признаков у *Trifolium repens* L. показал, что наибольшая генетическая стабильность на протяжении всего периода исследования наблюдалась у клевера ползучего, произрастающего в естественных ландшафтах. Наименьшая генетическая стабильность была выявлена в местах с расположением промышленных объектов и интенсивным автотранспортным движением в крупных городах (табл. 2). Так, доля неизменных фенотипов на территории Березинского заповедника с 2009 по 2012 г. находилась в диапазоне 59,2–62,5 % и имела статистически значимые различия с аналогичными параметрами г. Минска ($p < 0,05$), где доля неизменных генотипов составила 37,7–45,8 % и Гомеля – 27,6–37,3 % за тот же период. Как следует из таблицы, такая же картина наблюдается между Березинским заповедником и г. Хойники (34,0–52,3 %).

Таблица 2

Доля неизменных генотипов *Trifolium repens* L. на исследуемых территориях

Table 2

The proportion of unchanged genotypes of *Trifolium repens* L. in the study areas

Год наблюдений	г. Минск	Березинский заповедник	г. Гомель	г. Хойники
	Доля неизменного генотипа vv, % $\pm$ станд. откл.			
2009	39,4 $\pm$ 25,1	59,3 $\pm$ 12,9	34,4 $\pm$ 25,4	47,5 $\pm$ 26,7
2010	45,8 $\pm$ 30,3	62,5 $\pm$ 11,4	27,6 $\pm$ 28,2	52,3 $\pm$ 40,2
2011	39,4 $\pm$ 25,5	59,2 $\pm$ 14,5	31,4 $\pm$ 14,5	40,6 $\pm$ 23,6
2012	37,7 $\pm$ 23,1	56,7 $\pm$ 10,1	37,3 $\pm$ 17,6	34 $\pm$ 33,7

Среднее число фенотипов на территории Минска составило 5,6 из-за увеличения частоты встречаемости редких фенотипов. Необходимо отметить, что природные популяции являются более зрелыми, а городские – молодыми, имеющими широкий спектр фенотипов. Так, Минск представлен достаточно большим разнообразием рисунка «седого» пятна на листовой пластинке (19–24 вида во всех выбранных точках в 2009–2012 гг.).

Выявлены различия по частоте встречаемости отдельных фенотипов в зависимости от условий произрастания: для популяций в неблагоприятных условиях наблюдается увеличение частоты встречаемости. Так, в 2010 г. наиболее часто встречаются фены A^H которые соответствуют генотипам с прерывистым низким пятном V^Hv – 10,9 %, имеющему полное $\wedge$ -образное высокое пятно – $V^H V^H$ – 10,7 %, фенотипом А, соответствующим генотипу Vv – 5 %, фенотипом С – генотип $V^P V^P$ – 4 % на территории Минска. Присутствие этих аллелей в популяциях обусловлено общностью происхождения, из которых аллель v встречается на всем пространстве ареала [11, с. 111]. К редким генотипам, которые имеют низкую частоту встречаемости на территории Минска в 2010 г., относятся следующие – высокое двойное пятно $V^H V$ (0,6 $\pm$ 9,1 %), $V^H V^B$ (1,6 $\pm$ 11,0 %), $V^P v$ (1,1 $\pm$ 13,3 %), $V^P V$ (1,5 $\pm$ 8,9 %), $V^B v$ (0,5 $\pm$ 6,7 %) $V^B V$ (0,1 $\pm$ 2,8 %), с $\wedge$ -образным разорванным пятном $V^B V^B$ (2 $\pm$ 8,8 %), $V^P V^B$ (0,1 $\pm$ 7,1 %), $V^P V^S$ (0,7 $\pm$ 10,5 %), (высокое $\wedge$ -образное широкое пятно) $V^S V^S$ (2 $\pm$ 14,5 %), $V^S V^H$ (0,9 $\pm$ 7,1 %), с большим сплошным «седым» пятном у основания $V^F V^F$ (0,3 $\pm$ 11,0 %). Такое разнообразие свидетельствует о постоянном воздействии различных факторов, в том числе и дисбалансом элементного состава почв (рис. 1). Так, на территории Минска отмечено повышенное содержание ртути (0,76, 1,3 1,6 и 1,7 мкг/г) на протяжении всего периода исследования. Также в 2012 г. была показана статистически значимая обратная корреляция между содержанием солей марганца ($R = -0,27$, $p < 0,05$), железа ($R = -0,27$, $p < 0,05$) и средним числом фенотипов в популяции.

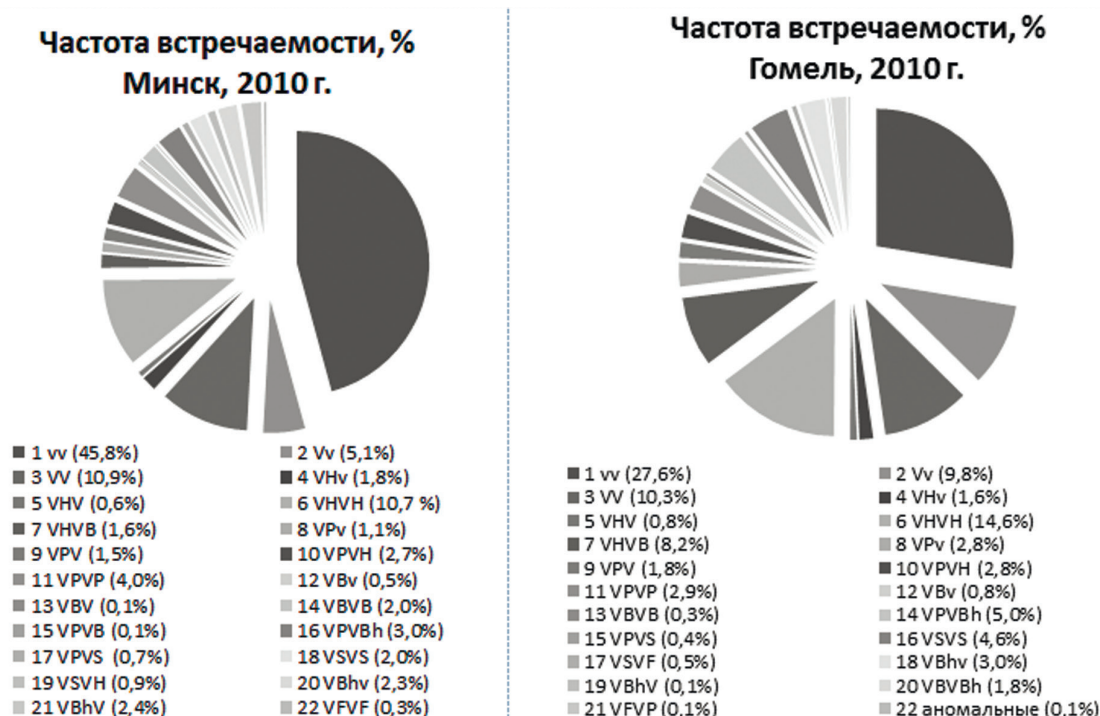


Рис. 1. Частота встречаемости измененных генотипов, на территориях Минска и Гомеля в 2010 г.

Fig. 1. Altered genotypes incidence in the territories of Minsk and Gomel cities in 2010

Самый же широкий спектр генотипов (23) наблюдался в 2010 г. у популяции клевера ползучего в Гомеле. Как следует из рис. 3, эти популяции содержат высокое разнообразие фенотипических классов с частотой встречаемости $<1\%$, что говорит о большом количестве мутантных особей в популяциях *Trifolium repens* L. К наиболее редко встречающимся относятся V^Hv $1,6 \pm 10,3$; V^Pv $1,8 \pm 5,8$; V^Bv $0,8 \pm 5,3$; V^Bv^B ; $0,3 \pm 2,8$; V^Pv^S $0,4 \pm 1,4$; V^Sv^F $0,5 \pm 0,7$; V^BhV $0,1 \pm 0,0$; V^Bv^Bh $1,8 \pm 17,0$; V^Fv^P $0,1 \pm 0,0$. Среднее число фенотипов составляет $9,685 \pm 2,68$, что статистически значимо отличается от всех изучаемых территорий. В остальные годы на территории Гомеля не наблюдалось статистически значимых различий по количеству фенов (m) и составило 19; 19 и 17 видов в 2009, 2011 и 2012 гг. соответственно. Следует подчеркнуть, что на территории Гомеля были встречены аномальные экземпляры (с четырьмя листовыми пластинками) $0,1 \pm 0,0\%$ (рис. 2).



Рис. 2. Аномальные листья, выявленные на территории Гомеля (2010 и 2012 гг.)

Fig. 2. Abnormal leaves found in the territory of Gomel city in 2010 and 2012

Повышение частоты встречаемости отдельных генотипов в популяциях крупных промышленных городов (Гомеля и Минска) можно объяснить тем, что в экологически неблагоприятных условиях стабилизирующий вектор отбора направлен на увеличение частоты отдельных наиболее адаптивных генотипов [12, с. 111].

В Березинском заповеднике природная популяция клевера ползучего в течение всего периода исследования представлена гораздо меньшим разнообразием генотипов – 11. Таким образом, частотное распределение аллелей и генотипов на заповедной территории, которое гораздо меньше, чем в промышленных центрах, позволяет считать экологические условия произрастания достаточно стабильными. Причем генотип vv составляет 62,5 % от всей популяции в 2010 г. (рис. 3), а спектр других фенотипов достаточно узкий. Как представлено на диаграмме (рис. 1) в 2010 г к редким фенотипам относятся $V^H V^B$ ($0,3 \pm 0,0$ %); $V^P v$ ($0,4 \pm 1,0$ %); $V^P V$ ($0,3 \pm 0,8$ %); $V^P V^B$ ($0,1 \pm 0,0$ %); $V^P V^{Bh}$ ($1,4 \pm 2,1$ %).

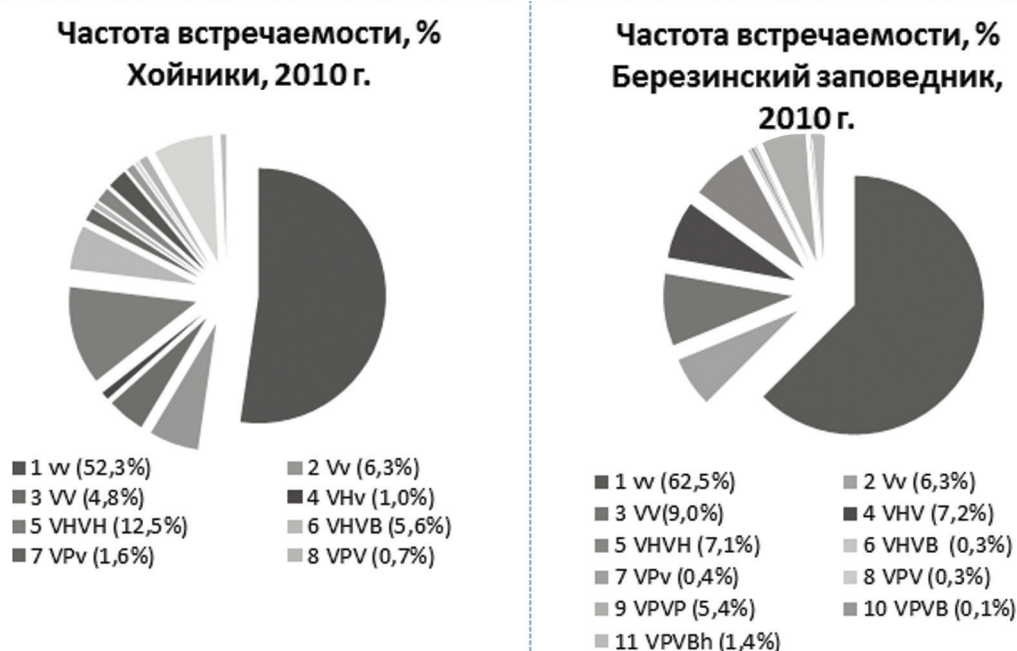


Рис. 3. Частота встречаемости измененных генотипов на территориях г. Хойники и Березинского заповедника в 2010 г.

Fig. 3. Altered genotypes incidence in the territories of Khoyniki and Berezinsky Reserve in 2010

По всем фенам наблюдается постоянный состав на протяжении отмеченного периода исследования, только в 2010 г. исчезает генотип $V^P V^H$, но появляется $V^P V^B$. Доля редких фенотипов составляет 0,54 и статистически значимо отличается от доли редких фенотипов клевера ползучего, произрастающего на антропогенно нарушенных территориях Минска – 0,75, Хойники – 0,64. Уменьшение частоты встречаемости неизмененных фенотипов и увеличение мутантных генов, несмотря на отсутствие загрязнения промышленными выбросами и автотранспортом, объяснимы наличием таких факторов, как вытаптывание и выкашивание. В то же время анализ элементного состава почв Березинского заповедника выявил обратную корреляцию между средним числом фенотипов и содержанием железа и меди в почве, которое находится ниже пределов нормы – 46,02 мг/г ($R = -0,59$) и 2,10 мг/г ($R = -0,64$), что вполне естественно для песчаных почв, и наоборот, прямую с кадмием ($R = 0,61$), содержание которого превышает ПДК и находится в диапазоне 0,13–3,3 мг/г.

Полученные результаты, отражающие весь спектр фенотипов клевера ползучего естественных ландшафтов, которые испытывают антропогенное воздействие, представлены в табл. 3.

Таблица 3

Характеристика разнообразия фенотипов популяций *Trifolium repens* L. на изучаемых территориях в 2009–2012 гг.

Table 3

Characteristics of the diversity of the phenotypes of *Trifolium repens* L. populations in the studied territories in 2009–2012

2009	Среднее число фенотипов, μ	$S_{\mu} =$	ст. откл., μ	Доля редких фенотипов, h	S_h	Наибольшее число фенотипов в популяции, m
г. Минск	6,68	0,7	1,6	0,68	0,03	21
г. Гомель	10,06	0,6	1,7	0,58	0,04	19
г. Хойники	6,31	0,5	1,6	0,58	0,04	15
Березинский заповедник	5,53	0,4	0,7	0,49	0,04	11

2010	Среднее число фенотипов, μ	$S_{\mu} =$	ст. откл., μ	Доля редких фенотипов, h	S_h	Наибольшее число фенотипов в популяции, m
г. Минск	5,60	0,7	1,6	0,7	0,03	22
г. Гомель	9,69	0,8	2,7	0,6	0,04	23
г. Хойники	5,78	0,5	1,1	0,6	0,03	16
Березинский заповедник	5,11	0,5	0,7	0,5	0,04	11

2011	Среднее число фенотипов, μ	$S_{\mu} =$	ст. откл., μ	Доля редких фенотипов, h	S_h	Наибольшее число фенотипов в популяции, m
г. Минск	7,13	0,8	1,5	0,69	0,03	23
г. Гомель	9,99	0,7	1,6	0,5	0,04	19
г. Хойники	8,45	0,4	4,3	0,30	0,03	12
Березинский заповедник	5,89	0,4	0,6	0,47	0,04	11

2012	Среднее число фенотипов, μ	$S_{\mu} =$	ст. откл., μ	Доля редких фенотипов, h	$S_h =$	Наибольшее число фенотипов в популяции, m
г. Минск	6,51	0,8	1,3	0,73	0,03	23
г. Гомель	9,00	0,6	1,4	0,50	0,04	17
г. Хойники	6,93	0,5	1,3	0,51	0,04	14
Березинский заповедник	5,84	0,4	0,8	0,47	0,04	11

Для территории г. Хойники не отмечено статистически значимой разницы по доле неизменного генотипа vv ($52,3 \pm 40,2$) (рис. 1) по сравнению с территорией Березинского заповедника. Однако, как видно из таблицы среднее число фенотипов для территории г. Хойники в 2010 г. выше и составляет $5,76 \pm 0,028$. Доля редких фенотипов – 0,64 (из которых $V^H V$ составляет $1,0 \pm 4,2\%$; $V^P V - 1,6 \pm 3,0$; $V^P V - 0,7 \pm 0,0$; $V^P V^H - 1,8 \pm 6,9$; $V^B V - 1 \pm 1,9$; $V^B V - 0,5 \pm 2,3$; $V^P V^B - 1,1 \pm 5,3$; $V^S V^S - 0,7 \pm 2,3$), что статистически значимо отличается от доли редких фенотипов Березинского заповедника.

Возможно, что это связано с элементарным дисбалансом почв г. Хойники. Так, концентрация хрома превышала норму и находилась в пределах $92,1 - 193,1$ мкг/г, отмечалась динамика снижения концентрации железа во все годы исследования (от $3535,7 - 5531,6$ мкг/г), при норме 7 тыс. мкг/г. Следует отметить, что содержание никеля и среднее число фенотипов в 2010 г. связано обратной корреляцией ($R = -0,71$).

Таким образом, популяции *Trifolium repens* L. в Березинском заповеднике характеризуется большей морфогенетической однородностью, в зоне неблагоприятных условий (автотранспорт и другие антропогенные нагрузки) – большим генетическим полиморфизмом. Однако следует учитывать вклад интенсивного механического воздействия – кошения клевера в условиях города.

Полученные нами результаты согласуются с литературными данными [11, с. 111; 12, с. 71]. Так, Н. В. Шарыгина и соавторы [13, с. 53] отмечают, что в пределах городских условий популяции клевера ползучего являются молодыми и в них, благодаря присутствию редко встречающихся генотипов и появления специфических фенотипов, заметна тенденция увеличения генетического разнообразия таких популяций.

Полученные данные были проанализированы с помощью индекса соотношения фенов (ИСФ), что дало возможность ранжировать условия среды в зависимости от степени загрязнения. Результаты анализировались по табл. 4 показателей (индекс соотношения фенов чисто-грязно), в которой отражена суммарная частота встречаемости всех форм с рисунком (в процентах) для каждой пробной площадки.

Таблица 4

Показатели индекса соотношения фенов

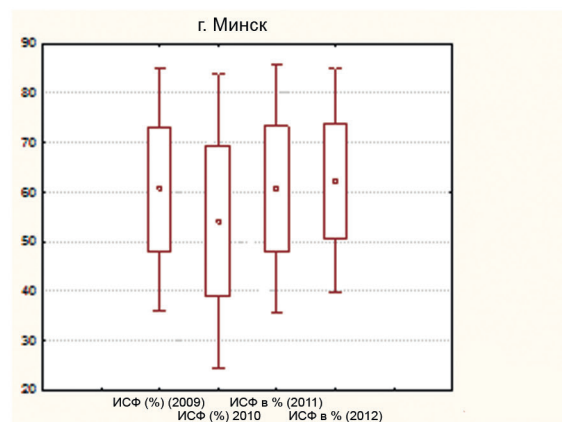
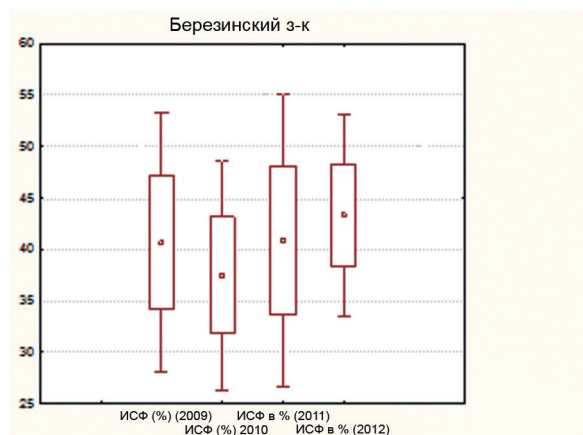
Table 4

Indices of the ratio of phenes

Классификация загрязнения среды	Показатель ИСФ, %
Очень чистые	0–30
Чистые	30–45
Загрязненные	45–70
Очень грязные	70–100

Повышение индекса СФ характерно для антропогенно нарушенных территорий Минска и Гомеля. Вычисление индексов соотношения фенов для этих городов в 2010 г. дало следующие результаты: в среднем 54,2 и 75,5 %, соответственно, что свидетельствует о загрязненной и очень грязной территории (рис. 4). В другие годы показатели ИСФ составляют III класс чистоты (загрязненные территории) находятся в пределах от 60,6 до 68,6 %. Статистически значимых отличий для этих промышленных центров не показано. Это подтверждает гипотезу, что в крупных городах популяции клевера подвергаются антропогенным нагрузкам в виде рекреации, загрязнения атмосферного воздуха, вытаптывания, выкашивания и закисления почв.

В то же время в городе наблюдается значительное варьирование различных абиотических факторов (температуры почвы и воздуха, освещенности, влажности), что также сказывается на повышении ИСФ. Таким образом, межпопуляционные различия по степени полиморфизма клевера ползучего связаны с возрастом популяций и с комплексным влиянием факторов окружающей среды [1, с. 51].



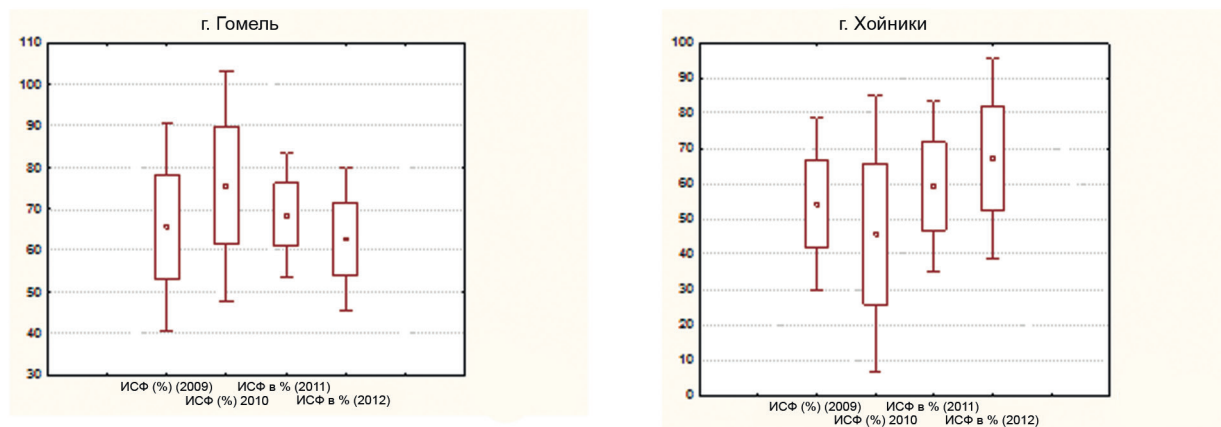


Рис. 4. Индекс соотношения фенов на изучаемых территориях

Fig. 4. The index of the ratio of phenes in the studied territories

Сравнительный анализ фенотипического разнообразия листовой пластинки клевера ползучего, произрастающего в условиях г. Хойники и его окрестностей, свидетельствует, что в целом популяции клевера характеризуются значительным фенотипическим разнообразием. Следует отметить, что индекс соотношения фенов колебался в широких пределах в течение всего периода исследований: от 45,8 % – в 2010 г. до 67,3 % – в 2012 г., соответствуя III классу чистоты. На территории г. Хойники наблюдались большие колебания индекса, чем на других территориях, что, возможно, обусловлено влиянием радиационного фактора.

Территорию Березинского заповедника по индексу соотношения фенов можно отнести к чистым территориям. За весь период исследований ИСФ повышался до II класса чистоты и не имел статистически значимых отличий в течение всего периода исследований (2009 г. – 40,7 %, 2010 г. – 37,5 %, 2011 г. – 41,0 % и 2012 г. – 43,5 %).

Таким образом, популяции Березинского заповедника при относительно узком спектре различных генотипов (11) по значениям ИСФ находятся в пределах II класса чистоты, поскольку являются более стабильными и приспособленными к данным почвам.

Заключение

Анализ полученных результатов относительно особенностей частоты встречаемости фенотипов по признаку «седого» пятна в популяциях клевера ползучего, произрастающего на условно чистых территориях и территориях города, свидетельствует, что можно выделить некоторые определяющие их факторы: возраст популяций, абиотические факторы и антропогенные воздействия. Городские территории по признаку присутствия-отсутствия «седого» пятна листовых пластинках в разных условиях имеют более широкий спектр генотипов (17–23) за счет воздействия большего количества различных факторов.

На территории Березинского заповедника отмечено практически вдвое меньшее число фенотипических классов (11). Популяции клевера ползучего Березинского заповедника произрастают в более благоприятных условиях, тем не менее, также характеризуются большим фенотипическим разнообразием, которое представлено десятью различными комбинациями аллелей гена «седого» пятна. Для него характерно преобладание растений без пятна на листьях – рецессивных гомозигот (vv) (56,7–62,5 %). Одновременно высокая частота встречаемости растений с фенотипами, которые являются гомозиготами по аллелям V, V^H и V^P, свидетельствует, что вектор стабилизирующего отбора в экологически неблагоприятных условиях направлен на увеличение частоты отдельных наиболее адаптивных генотипов. Для клевера ползучего (*Trifolium repens* L.) в естественных местах обитания в условиях благоприятных абиотических факторов наличие различных полиморфов обусловлено ценотическим стрессом. В загрязненных же местообитаниях, несмотря на негативные эффекты элементного дисбаланса в почвах, отрицательно влияющих на другие растения, практически полностью снимает конкуренцию, а возникающие мутации клевера ползучего позволяют ему произрастать на больших территориях [4, с. 276].

Показано, что полиморфизм по признаку «седого» пятна на листьях растений в популяциях клевера ползучего возникает в процессе естественного отбора и в результате мутаций, действие которых направлено на повышение частоты встречаемости отдельных комбинаций серий множественных аллелей гена V. Межпопуляционные различия в наборах фенотипов и вариабельности частот встречаемости связаны

с различиями в местообитании, возрастом популяции и антропогенным воздействием на организм, соотношением солей тяжелых металлов.

Таким образом, выявленные особенности полиморфизма *Trifolium repens* L. позволяют использовать его в качестве фитоиндикатора для оценки среды и для долгосрочного мониторинга.

Библиографические ссылки

1. Соколова Г. Г., Камалтдинова Г. Т. Морфогенетический полиморфизм листьев клевера ползучего // Известия Алтайского государственного университета. 2013. № 1(67). С. 48–51.
2. Hagen S. B., Ims R. A., Yoccoz N. G., et al. Fluctuating asymmetry as an indicator of elevation stress and distribution limits in mountain birch (*Betula pubescens*) // Plant Ecol. 2008. Vol. 195. P. 157–163.
3. Виноградов П. М. Оценка качества среды обитания города Воронежа на основе анализа интегрального показателя стабильности развития березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и тополя пирамидального (*Populus pyramidalis* Borkh.) // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 6. URL: <http://www.science-education.ru/120-16242> (дата обращения: 07.06.2018).
4. Валиев Р. Р., Яковлева О. М. Сравнительная характеристика наследственного полиморфизма по признаку «седого» пятна на листьях растений в популяциях *Trifolium repens* на территории г. Уфы и некоторых районов Республики Башкортостан // Вестник Башкирского университета. 2008. Т. 13. № 2. С. 273–276.
5. Виноградов Б. В. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М., 2006.
6. Поletaев А. С. Сравнение фенотипических особенностей речного окуня (*Perca fluviatilis* L., 1758) различных водных объектов Минской области Республики Беларусь и предполагаемые факторы, влияющие на изменчивость его криптической окраски // Труды БГУ. 2014. Т. 9, ч. 2. С. 144–150.
7. Куприянова М. Ю., Семенова И. И. Оценка городской среды методами фитоиндикации (на примере г. Чебоксары) // Вестник ЧГУ им. И. Я. Яковлева. 2014. № 4 (84). С. 74–78.
8. Шварцман П. Я. Полевая практика по генетике с основами селекции. М., 2009.
9. Погиба С. П., Казанцева Е. В. Методы биометрического анализа в лесной селекции и генетике. М., 2014.
10. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Общая биология. 1979. Т. 40, № 4. С. 587–602.
11. Левицкий С. Н. Генетический полиморфизм в популяциях *Trifolium repens*, произрастающих в условиях различной антропогенной нагрузки территорий // Фундаментальные исследования. 2013. № 4, ч. 1. С. 108–111. URL: <http://www.fundamental-research.ru/ru/article/view?id=31108> (дата обращения: 18.06.2018).
12. Горшкова Т. А. Оценка возможности использования клевера ползучего (*Trifolium repens* L.) для биоиндикации антропогенного нарушения среды // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14, № 1. С. 69–73.
13. Шарыгина Н. В., Авдусева А. В. Изучение наследственного полиморфизма рисунка седых пятен на листьях растений в популяции клевера *Trifolium repens* L. // Экологические проблемы Севера: межвуз. сб. науч. тр. Архангельск, 2010. Вып. 13. С. 49–53.

References

1. Sokolova G. G., Kamaltdinova G. T. [The morphogenetic polymorphism of *Trifolium repens* leaves]. *News of the Altai state University*. 2013. No 1(67). P. 48–51 (in Russ.).
2. Hagen S. B., Ims R. A., Yoccoz N. G., et al. Fluctuating asymmetry as an indicator of elevation stress and distribution limits in mountain birch (*Betula pubescens*). *Plant Ecol*. 2008. Vol. 195. P. 157–163. ENGL
3. Vinogradov P. M. The assessment of urban environment quality of voronezh on the basis of analysis of *Betula pendula* Roth. and *Populus pyramidalis* Borkh. development stability parameter. *Modern problems of sciences and education*. 2014. No 6. URL: <http://www.science-education.ru/120-16242> (date of access: 07.06.2018).
4. Valiev R. R., Yakovleva O. M. [The comparative characteristic of the hereditary polymorphism on the basis of the grey spot on leaves plants in *Trifolium repens* L. populations of the Ufa city territories and some regions of the republic of Bashkortostan]. *Bulletin of the Bashkir University*. 2008. Vol. 13, No 2. P. 273–276.
5. Vinogradov B. V. [Plant indicators and their use in the study of natural resources]. Moscow, 2006. (in Russ.).
6. Poletaev A. S. [Comparision of river perch (*Perca fluviatilis* L., 1758) phenotypic features in different water objects of minsk region (Belarus) and supposed factors affecting its cryptic paint variability]. *Proceedings of BSU*. 2014. Vol. 9, pt. 2. P. 144–150.
7. Kupriyanova M. Yu., Semenova I. I. [Evaluation of the urban environment methods of phytoindication (for example, Cheboksary)]. *Vestnik CYPUI. Ya. Yakovleva*. 2014. No 4 (84). P. 74–78 (in Russ.).
8. Schwarzman P. Ya. [Field practice in genetics with the basics of breeding]. Moscow, 2009 (in Russ.).
9. Pogiba S. P., Kazantseva E. V. [Methods of biometric analysis in forest selection and genetics]. Moscow, 2014 (in Russ.).
10. Zhivotovsky L. A. [Similarity of populations in the polymorphic characteristics]. *General Biology*. 1979. Vol. 40, No 4. P. 587–602 (in Russ.).
11. Levitskiy S. N. [Genetic polymorphism in population of *Trifolium repens* L., growing under different anthropogenic load territories]. *Fundamental study*. 2013. No 4, pt. 1. P. 108–111. URL: <http://www.fundamental-research.ru/ru/article/view?id=31108> (date of access: 18.06.2018) (in Russ.).
12. Gorshkova T. A. [Evaluation of capability of use white clover *Trifolium repens* L. for bioindication of inthropogenic disorders of environment]. *News of the Samara scientific center of the Russian Academy of Sciences*. 2012. Vol. 14, No 1. P. 69–73 (in Russ.).
13. Sharygina N. V., Avdusheva A. V. [Comparative characteristics of intra and interpopulation variability on the basis of «gray» spots on the leaves of *Trifolium repens* L. plants in populations on the territory of Arkhangelsk]. *Ecological problems of the North: interuniversity collection of scientific works*. Arkhangelsk, 2010. Issue 13. P. 49–53 (in Russ.).

Статья поступила в редколлегию 26.06.2018
Received by editorial board 26.06.2018