

На правах рукописи

ПОПОВА АНАСТАСИЯ СЕРГЕЕВНА

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА
BETULA PENDULA ROTH В ГРАДИЕНТАХ ТЕХНОГЕННОЙ
ТРАНСФОРМАЦИИ ПОЧВЫ И ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ**

1.5.15. Экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород
2023

Работа выполнена на кафедре естественных наук и физико-математического образования Нижнетагильского государственного социально-педагогического института (филиала) Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Российский государственный профессионально-педагогический университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук, доцент, декан факультета естествознания, математики и информатики Нижнетагильского государственного социально-педагогического института (филиала) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» (г. Нижний Тагил)
Жуйкова Татьяна Валерьевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры экологии и безопасности жизнедеятельности ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий» (г. Уфа)
Ишмуратова Майя Мунировна

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук (г. Санкт-Петербург)
Лянгузова Ирина Владимировна

Ведущая организация: ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет» (г. Йошкар-Ола)

Защита состоится « ____ » _____ 2023 г. в _____ часов на заседании диссертационного совета 24.2.340.05 при ННГУ им. Н.И. Лобачевского по адресу: 603022 г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, Институт биологии и биомедицины.

E-mail: dis212.166.12@gmail.com

Факс: (831) 462–30–85

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ННГУ им. Н.И. Лобачевского по адресу: <https://diss.unn.ru/files/2023/1364/diss-Popova-1364.pdf>, с авторефератом – в сети интернет на сайте ВАК России по адресу: <https://vak.minobrnauki.gov.ru>.

Автореферат разослан « ____ » _____ 2023 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Д. Е. Гаврилко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Представление об адапционных механизмах растений в условиях действия неблагоприятных факторов окружающей среды дает изучение морфологической структуры и изменчивости их органов. Неблагоприятные экологические факторы окружающей среды приводят к отклонениям морфологических признаков растений от нормы, как правило, повышая их изменчивость. Если результаты исследований влияния техногенного загрязнения окружающей среды на морфологические признаки растений в целом и листа в частности и их изменчивость в литературе представлены достаточно широко, например, техногенного загрязнения воздушного бассейна (Мазная, Лянгузова, 2010; Зиятдинова, Уразгильдин, Денисова, 2012; Лянгузова, Мазная, 2012; Убаева, Муцалова, 2013; Ярмишко, Лянгузова, 2013; Соколова, Еремина, 2014; Шадрина, Вольперт, 2018; Малков, Нурминская, 2019; Захаров и др., 2020; Leary, Allendorf, 1989; Baker, Dalby, 1980; Chaloupecká, Lepš, 2004; Jimenez-Ambriz et al., 2007; Graham et al., 2010), автотранспортного загрязнения (Савинов, Солошенко, 2002; Турмухаметова, 2005; Дрожжина, 2019; Клевцова, Михеев, 2020а), урбаносреды (Полонский, Полякова, 2014; Савинцева, 2015; Клевцова, Юранова, 2017; Клевцова, Михеев, 2020б; Кожевников, Шипицина, Кондратова, 2022), то влияние погодных условий изучено в меньшей степени (Банаев, 1996; Мигалина, Иванова, Махнев, 2009; Магомедова, 2019; Кириллова, Кириллов, 2021, 2022; Givnish, 1984; Warren et al., 2006). Актуально также исследование сочетанного действия техногенной трансформации окружающей среды и неблагоприятных погодных условий на морфологическую структуру и изменчивость листьев растений. Совокупность данных по всем проявлениям изменчивости вместе с данными о метрических параметрах листа дает наглядное представление о воздействии конкретного неблагоприятного фактора, позволяют судить о специфичности или неспецифичности реакции организма на разные экологические факторы, а также оценить сочетанное действие этих факторов на организм.

Цель исследования – изучить морфологическую структуру листа *Betula pendula* Roth и ее изменчивость в условиях техногенной трансформации почвы при изменяющихся погодных факторах.

В соответствии с целью работы были поставлены следующие **задачи**:

- 1) оценить влияние погоды и техногенной трансформации почвы на морфологические признаки, определяющие форму и размеры листа;
- 2) выявить разнообразие морфотипов листовой пластинки *B. pendula* и его изменение в градиенте техногенной трансформации почвы в разные по степени благоприятности годы;
- 3) определить уровень групповой изменчивости признаков и его изменение в исследуемых градиентах экологических факторов;
- 4) оценить индикаторную роль морфологических признаков листа *B. pendula* и выявить ведущие погодные факторы, определяющие изменчивость признаков эколого-биологической и экологической индикаторных групп;
- 5) установить онтогенетические тактики в формировании морфологической структуры листьев *B. pendula* и онтогенетические стратегии вида как интегрального показателя адаптивной реакции организма на условия окружающей среды.

Научная новизна. Впервые изучено изменение морфологических признаков, отражающих форму и размеры листа *V. pendula*, произрастающей на территории промышленного города Нижний Тагил и его окрестностей, в градиентах неблагоприятных погодных условий и техногенной трансформации почвы.

Впервые дана количественная характеристика формы основания и вытянутости верхушки. С учетом этих показателей, а также индекса листовой пластинки и индекса формы выделено 12 морфотипов листовой пластинки. Выявлено изменение разнообразия морфотипов в градиенте техногенной трансформации почвы в разные по степени благоприятности погодных условий годы.

Для оценки переходов признаков из одной категории изменчивости в другую в градиентах техногенной трансформации почвы и неблагоприятности погоды использован коэффициент стабильности, что позволило оценить степень влияния исследуемых факторов на изменчивость признаков.

Установлен набор признаков, относящихся к разным индикаторным группам адаптивной изменчивости. Выявлено, что признаки из группы эколого-биологических индикаторов связаны с верхней частью листа, экологических – с нижней. Установлены признаки, изменяющие индикаторную роль в градиентах неблагоприятности погоды и техногенного стресса, направление этих изменений противоположное.

Впервые установлено, что морфологические признаки листа из группы эколого-биологических индикаторов адаптивной изменчивости в большей степени зависят от осадков и температуры, а из группы экологических индикаторов – от гидротермического коэффициента. Техногенная трансформация почвы повышает чувствительность растений по этим признакам к погодным факторам, усиливая межгодовую изменчивость последних.

Выделены признаки, сохраняющие и изменяющие тип онтогенетических тактик в зависимости от погодных условий. Выявлено, что независимо от природы действующего стрессового фактора для *V. pendula* в градиенте ухудшения условий характерна комбинированная стрессово-защитная онтогенетическая стратегия, что свидетельствует о неспецифичности реакции *V. pendula* на исследуемые экологические факторы. Сочетанное действие неблагоприятных погодных условий и техногенной трансформации почвы усиливает защитную компоненту в данной стратегии.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты вносят существенный вклад в развитие представлений о закономерностях влияния абиотических факторов на организмы и неспецифичности или специфичности реакции растений на экологические факторы различной природы. Они расширяют представление о закономерностях формирования морфологических структур растений и нарушении этих закономерностей при отклонении экологических факторов от оптимума. Полученные данные представляют интерес с точки зрения изучения морфотипического разнообразия и его изменения под действием природных и антропогенных факторов.

Результаты исследования могут быть использованы для организации эколого-фитоценотического мониторинга и прогнозирования последствий техногенного загрязнения окружающей среды для растительных сообществ. Они могут быть рекомендованы к использованию Министерством природных ресурсов Свердловской области для контроля за состоянием природных сообществ, при разработке регламентов и организации системы экологического мониторинга антропогенно нарушенных территорий, при выборе модельных объектов и показателей состояния биоты природных сообществ.

Результаты диссертационного исследования используются при чтении учебных курсов «Ботаника: анатомия и морфология растений», «Общая экология», «Экологическая токсикология», «Региональная экология» в ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» (филиал в г. Нижний Тагил).

Положения, выносимые на защиту:

1. В градиентах техногенной нагрузки и неблагоприятных погодных условий изменяются форма листовой пластинки и ее размер. Длина и ширина листовой пластинки при действии отдельных факторов увеличиваются, при сочетанном – уменьшаются. Для отдельных признаков характерны разнонаправленные переходы с одного уровня изменчивости на другой в пределах исследуемых градиентов.

2. Неспецифичность реакции растений на погодные условия или техногенную трансформацию почвы проявляется в изменении морфотипического разнообразия и структуры доминирования листовых пластинок *V. pendula*, специфичность – в смене доминирующего морфотипа листа.

3. Признаки листа из группы эколого-биологических и экологических индикаторов адаптивной изменчивости связаны с разными частями листа, в качестве ведущих для них выступают различные погодные факторы. Техногенная трансформация почвы повышает чувствительность растений по этим признакам к погодным условиям.

4. Неблагоприятные погодные условия и техногенная трансформация почвы приводят к усилению морфологической интеграции признаков у *V. pendula*.

Соответствие паспорту научной специальности. Результаты исследования соответствуют шифру специальности 1.5.15. Экология (биологические науки), конкретно направлениям исследований: 1. Закономерности влияния абиотических и биотических факторов на организмы. Адаптации организмов к различным факторам среды; 10. Биологические эффекты загрязнения среды токсичными веществами (экоотоксикология).

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность изложенных в диссертационной работе положений и выводов обеспечивают следующие факты: период исследования охватывает четыре различающихся по степени благоприятности года, значителен объем выборки и анализируемых признаков, использованы апробированные методики сбора (в одни и те же сроки, с едиными подходами к фиксации и камеральной обработке материала)

и анализа исследуемого материала, соответствующие задачам исследования, измерение всех параметров проведено одним оператором (диссертантом), применены статистические методы анализа данных (факторный, дисперсионный, дискриминантный, корреляционный, регрессионный анализы), найдены аналогии полученных результатов с данными в литературе.

Материалы диссертационного исследования были представлены на международных, всероссийских и региональных научно-практических конференциях: «Актуальные вопросы экологии и природопользования» (Уфа, 2017), «Оценка состояния биоразнообразия: исследование стабильности развития» (Москва, 2019), «Проблемы антропогенной трансформации природной среды» (Пермь, 2019), «Достижения молодых ученых в области естественных наук, математики и информатики» (Нижний Тагил, 2020), «Современные проблемы естественных наук и фармации» (Йошкар-Ола, 2022), «Актуальные вопросы охраны биоразнообразия» (Уфа, 2022).

Личный вклад автора. Автор непосредственно принимал участие во всех этапах исследования, в том числе в постановке задач, сборе, камеральной обработке, статистическом анализе материала, обсуждении и интерпретации полученных результатов. Все измерения морфологических параметров листьев выполнены автором самостоятельно. Выносимые на защиту результаты и положения получены лично автором или при его непосредственном участии.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 работ, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка сокращений и условных обозначений, списка литературы и приложения. Работа изложена на 261 странице, включает 41 таблицу и 33 рисунка. В списке литературы 215 источников, в том числе 22 – на иностранных языках. Приложение представлено на 34 печатных страницах и содержит табличный материал.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность и признательность научному руководителю д-ру биол. наук, доценту, декану факультета естествознания, математики и информатики филиала РГППУ в г. Нижнем Тагиле Т. В. Жуйковой за помощь на всех этапах работы, совместное обсуждение и обобщение материала, ценные замечания и советы, а также за терпение и понимание. Искренне благодарю канд. биол. наук Э. В. Мелинг за помощь и советы в обсуждении, интерпретации и изложении результатов. Автор признателен д-ру биол. наук, проф. кафедры безопасности жизнедеятельности и экологии ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий» (г. Уфа) А. Р. Ишбирдину за методическую помощь на этапе планирования работы и обсуждение полученных результатов.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе на основе данных отечественной и зарубежной литературы раскрыто понятие «изменчивость» и даны принципы ее классификации

(Синская, 1963; Мамаев, 1973; Злобин, 1989; Викторов, 2016; Тиходеев, 2012, 2018; Dobzhansky, 1950; Darwin, 1859). Описано влияние условий окружающей среды (антропогенного загрязнения и погодных условия) на морфометрические параметры листа разных видов растений (Полонский, Полякова, 2014; Савинцева, 2015; Клевцова, Юранова, 2017; Дрожжина, 2019; Мамедова, 2019; Антонова, Позолотина, 2020; Кириллова, Кириллов, 2021, 2022; Givnish, 1984; Ackerly et al., 2002; Warren et al., 2006; Kosiba, 2008; Li Yao-Qi, Wang Zhi-Heng, 2021), включая *B. pendula* (Турмухаметова, 2005; Мигалина и др., 2009; Савинцева, 2015; Хикматуллина, 2013; Клевцова, Михеев, 2020). Представлены данные об изменчивости признаков листа как критерия адаптированности организмов к действию неблагоприятных факторов (Титов, 1999; Чернодубов, 2009; Машкина и др., 2009; Чекменева, 2011; Фазилова, 2012; Локтева, Симагин, 2013; Валуйских, Тетерюк, 2014; Хатаева и др., 2018; Магомедова, 2019; Кардашевская и др., 2020; Кожевников и др., 2022). Дана классификация индикаторных групп морфологических признаков (Ростова, 2002) и их выделение у разных видов растений (Набиуллин, 2008; Шамигулова, 2012; Ермолаева и др., 2017; Богослов и др., 2019; Егорова, Сулейманова, 2019). Описаны онтогенетические тактики и стратегии у разных видов в градиентах ухудшения различных экологических условий обитания (Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005; Набиуллин, 2008; Ишмуратова и др., 2010; Сафаргалина, 2013; Федорова, 2014; Сулейманова, Егошина, 2018; Шилова и др., 2018; Егорова, 2019; Егорова, Сулейманова, 2019).

Глава 2. Материал и методы исследования

Методологический аспект работы. Многолетние наблюдения за *B. pendula* позволяют провести анализ зависимости признаков биологических объектов от погодных условий. Исследование сообществ техногенно нарушенных территорий в благоприятные и неблагоприятные годы даст возможность установить специфичность или неспецифичность реакции вида на экологические факторы и оценить сочетанное действие неблагоприятных погодных условий и техногенной трансформации почвы на морфологические признаки листа *B. pendula*.

В п. 2.1 представлена эколого-биологическая характеристика объекта исследования – *Betula pendula* Roth, 1788, семейство березовые (Betulaceae S. F. Gray) (Князев и др., 2018). Особое внимание уделено морфологии, развитию и росту листа, которые проходят несколько этапов. Первый этап – внутрипочечная фаза – начинается с мая предыдущего года и заканчивается в мае текущего вегетационного сезона: формируются эмбриональные листочки, междоузлии, происходит закладка пазушных почек. Далее следует фаза внепочечного роста (Николаева и др., 2011а, 2011б). После разворачивания почек в побеги весной формируются новые зимующие почки с зачатками побегов будущего года (Николаева и др., 2011б). С середины мая до начала августа в почках закладываются листовые примордии. В июне у всех типов почек наступает период последовательного образования эмбриональных структур, который длится примерно 2–3 недели (Schmitt et al., 2004).

2.2 Методика сбора и камеральной обработки материала.

Биологический материал был собран в середине июля 2016–2019 гг. в пяти фитоценозах, характеризующихся различным уровнем техногенной трансформации почвы, связанной с ее загрязнением тяжелыми металлами, с использованием единых методических подходов: листья отбирали с брахибластов, расположенных на удлинённых побегах нижней части кроны, на уровне поднятой руки, с деревьев, находящиеся в средневозрастном онтогенетическом состоянии. Фиксирование материала выполнено методом гербаризации (Жуйкова и др., 2020). Каждый лист сопровождали указанием его порядкового номера, номера дерева и названия территории. Листья сканировали с адаксиальной стороны на одном МФУ Samsung SCX-3400 (Samsung, Корея) при разрешении 1275 × 1755 пикселей. Измерение морфологических признаков листа выполняли в программе Bio.exe. Полученные числовые значения переводили из пикселей в миллиметры. Ежегодно на каждом участке собирали по 10 листьев с 20 деревьев. Объем выборки – 4000 листьев.

Измеряли следующие морфологические признаки: парные (*19 признаков*) (слева и справа): длина первых пяти боковых жилок (БЖ) первого порядка листовой пластинки (ЛП), углы между центральной и первыми пятью БЖ первого порядка (Угол), расстояние между концами первых пяти БЖ первого порядка (РМКЖ); расстояние между основаниями первых пяти БЖ первого порядка (РМОЖ), ширина половины листовой пластинки (ШПЛ); непарные (*5 признаков*): расстояние от кончика ЛП до самого широкого места (РКШМ), длина листовой пластинки (ДЛП), ширина листовой пластинки (ШЛП), длина черешка (ДЧ), расстояние от самой широкой части ЛП до ее основания (РШО) – разность между ДЛП и РКШМ. Вычисляли индекс формы (ИФ) – отношение расстояния от верхушки ЛП до самого широкого места ЛП к расстоянию от самого широкого места ЛП до основания, индекс листовой пластинки (ИЛП) – отношение ДЛП к ШЛП, индекс листа (ИЛ) – отношение ДЛП к ДЧ, индекс вытянутости верхушки (ИВВ) – отношение расстояния от кончика до самого широкого места ЛП к ДЛП. Всего проведено 58 750 измерений одним оператором (диссертантом).

2.3 Определение интегрального показателя загрязнения почвы основано на индексе суммарной токсической нагрузки (Z , отн. ед.) – отношении содержания токсикантов в почве исследуемых участков к региональному фону (Безель и др., 1998). В работе использованы данные о содержании тяжелых металлов (ТМ) в почве на исследуемых участках, установленные ранее (Безель и др., 2015; Жуйкова, 2022). Значение Z на участках представлено в таблице (см. Таблица 1).

2.4 Определение степени благоприятности погоды. Для комплексной оценки погодно-климатических условий исследуемых периодов наблюдения нами предложен интегральный показатель – степень благоприятности погоды (СБП), выражается в баллах по пятибалльной шкале (Жуйкова и др., 2022). Показатель выстраивается на основании степени соответствия конкретных значений погодных факторов климатической норме, установленной для Нижнего Тагила (Климатические данные городов по всему миру. URL:

<https://ru.climate-data.org>), и оптимальным значениям гидротермического коэффициента (Романова, Куракова, 1993). В анализ включали погодные факторы с учетом онтогенеза листа *B. pendula* с момента его закладки (май предыдущего года) (Николаева и др., 2011а, б) до периода сбора биологического материала (июль текущего года).

2.5 Определение морфотипов листовой пластинки. Для определения основных форм пластинки листа использованы шаблоны, предложенные в литературе (Федоров, 1959; Лотова, 2001). Для промежуточных форм вычислены диапазоны значений ИФ и ИЛП. Полученные количественные показатели индекса формы, индекса листовой пластинки, индекса вытянутости верхушки и угла, угол между главной жилкой и первой от основания листа БЖ первого порядка использованы для выделения морфотипов. При ИЛП = 1,0–1,24 лист округло-яйцевидный, ИЛП = 1,25–1,39 – широкояйцевидный, ИЛП = 1,4–2,0 – яйцевидный. Если угол между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка < 50°, то форма основания округленно-клиновидная, если > 50°, то основание усеченное. Лист имеет заостренную верхушку при ИВВ < 0,7, удлинено-заостренную – при ИВВ > 0,7.

2.6 Оценка групповой изменчивости. Использована шкала С. А. Мамаева (1970): очень низкий уровень – $C_v < 7\%$, низкий – $C_v 8–12\%$, средний – $C_v 13–20\%$, повышенный – $C_v 21–30\%$, высокий – $C_v 31–40\%$, очень высокий – $C_v > 40\%$.

2.7 Структура морфологической изменчивости признаков листовой пластинки представлена в осях общей (коэффициент вариации признака – C_v , %) и согласованной (усредненный по признаку квадрат коэффициента корреляции – R_{ch}^2) изменчивости признаков (Ростова, 2000, 2002).

2.8 Определение онтогенетических тактик выполнено с учетом характера изменения коэффициента вариации (C_v) признаков в градиенте техногенной трансформации почвы. При выделении типов онтогенетических тактик использовали классификацию Ю. А. Злобина (1989), дополненную А. Р. Ишбирдиным и М. М. Ишмуратовой (2004).

2.9 Онтогенетические стратегии определяли по характеру изменения коэффициента детерминации признаков (R_m^2) в градиентах техногенной трансформации почвы и неблагоприятности погоды. Коэффициент детерминации R_m^2 рассчитывали как среднее значение квадратов коэффициентов корреляции всех признаков (Ростова, 1999; Ишбирдин и др., 2005).

2.10 Статистический анализ результатов выполнен на основании вычисления средней арифметической и стандартного отклонения ($m \pm SE$). Для оценки изменчивости признаков оценивали коэффициент вариации (C_v , %) и его ошибку (S_{cv}). Нормальность выборочных распределений проверяли через отношение асимметрии (As) к ошибке асимметрии (S_{As}) и через отношение эксцесса (Ex) к ошибке эксцесса (S_{Ex}). Нулевая гипотеза отвергалась, если

$t_{As} = \frac{As}{S_{As}} > 3$ и $t_{Ex} = \frac{Ex}{S_{Ex}} > 3$. Принятие нулевой гипотезы служило допущением

к использованию параметрических критериев. Выделение морфологических признаков листа, которые вносят наибольший вклад в изменение его формы

и размеров, выполнено факторным анализом (метод: главных компонент). Разнообразие морфотипов листовой пластинки оценено индексом Шеннона (H). Влияние токсической нагрузки и погодных условий на морфологические признаки листа и их изменчивость оценено одно- и двухфакторным дисперсионным анализом с вычислением F -критерия, уровня статистической значимости (p) и доли объясненной дисперсии (%). Сопряженность между признаками оценивали через коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s), а также с помощью регрессионного анализа (R^2), в том числе множественного регрессионного анализа (пошаговая модель). Для попарных сравнений использован критерий χ^2 . Оценка межгодовой изменчивости исследуемых морфологических признаков листа выполнена дискриминантным анализом с вычислением среднего квадрата расстояния Махаланобиса (SMD). Статистический анализ выполнен в ПСП Statistica v. 13.0 (StatSoft, Inc., 2018).

Глава 3. Физико-географическая и экологическая характеристика участков исследования

3.1–3.2 Физико-географическая характеристика Свердловской области, г. Нижний Тагил и Притагильской зоны. Исследование проведено на территории г. Нижний Тагил (60° в.д., 58° с.ш.) и его окрестностей – Свердловская обл., таежная географическая зона, подзона южной тайги. В данных разделах приведена краткая характеристика географического положения, рельефа, почвы, климата и растительности (Прокаев, 1963; Агроклиматические ресурсы ... , 1978) исследуемой территории. В контексте данного исследования уделено особое внимание погоде, наблюдения за которой в Нижнем Тагиле ведутся методом автоматизированного мониторинга состояния атмосферного воздуха и осадков на постах № 2 (поселок Сухоложский Дзержинский район) и № 4 (Техпоселок, Тагилстроевский район) (Жуйкова, 2022). В разделе представлены данные о среднемесячных температурах и сумме эффективных температур (выше 10°C), сумме осадков по месяцам и за период с эффективными температурами, гидротермическому коэффициенту Селянинова за 2015–2020 гг., основанные на материалах официальных сайтов «Погода и климат» (URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/>) и «Расписание погоды» (URL: <http://rp5.ru>). Комплексная оценка погодно-климатических условий позволила выстроить градиент благоприятности погодных условий: 2017 г. (СБП = 3,24 балла), 2016 г. (3,38), 2018 г. (3,43), 2019 г. (4,0), который в работе рассматривается в качестве одного из действующих на морфологическую структуру листа факторов.

3.3–3.4 Представлена экологическая характеристика Притагильской зоны и характеристика пробных площадей. Физико-химические параметры почвы и содержание в них тяжелых металлов описаны ранее (Безель и др., 2015; Жуйкова и др., 2015; Жуйкова, 2022). Концентрации подвижных форм металлов на исследованных участках изменялись в следующих пределах (мкг/г): по цинку – от 19 до 850; по меди – от 12 до 950; по свинцу – от 8 до 56; по кадмию – от 0,05 до 2,82; по кобальту – от 8 до 124; по марганцу – от 290 до 2365; по железу – 775 до 2737. Градиент техногенной трансформации почвы,

связанный с показателем Z (Таблица 1), рассматривается в работе в качестве второго фактора, который наряду с погодными условиями влияет на изменчивость морфологических признаков листа *B. pendula*. В таблице 1 представлена краткая характеристика участков сбора материала.

Таблица 1 – Характеристика участков сбора биологического материала

Участок	Географическое положение	Z , отн. ед.	Древесный ярус фитоценозов
Фон (Ф)	57°57'50" с.ш. 60°15'11" в.д.	1,0	Формула древостоя – 7Б3Е, сомкнутость крон – 0,6; высота – 15–18 м
Буфер-1 (Б-1)	57°52'18" с.ш. 59°59'39" в.д.	3,33	Формула древостоя – 8Б2Ос, сомкнутость крон – 0,8, высота яруса – 13–16 м
Буфер-2 (Б-2)	57°58'13" с.ш. 59°58'35" в.д.	6,19	Формула древостоя – 7Б3С, сомкнутость крон – 0,6, высота яруса – 10–12 м
Импакт-1 (И-1)	57°54'14" с.ш. 59°54'41" в.д.	22,78	Древостой двухъярусный, сомкнутость крон – 0,8, высота – 10–18 м; 1 ярус: формула 7Б3Ос, сомкнутость крон – 0,3, высота – 15–18 м; 2 ярус: формула 8Б 2И, сомкнутость крон – 0,6, высота – 10–14 м
Импакт-2 (И-2)	57°58'12" с.ш. 59°57'21" в.д.	30,0	Формула древостоя – 8Б2И, сомкнутость крон – 0,8, высота – 10–12 м

Глава 4. Влияние погодных факторов и техногенной трансформации почвы на морфологические признаки листа *Betula pendula* Roth и их изменчивость

4.1 Изменение морфологических признаков, определяющих форму и размеры листа, в градиентах погоды и техногенной трансформации почвы. Одним из важных признаков, на основании которого можно судить о типе листа (округлый, яйцевидный, треугольный), выступает индекс формы. В градиенте токсической нагрузки данный показатель возрастает независимо от года наблюдения. Ухудшение погодных условий также приводит к повышению индекса формы (Рисунок 1). Самые высокие значения ИФ характерны для участков импактной зоны в неблагоприятный год, что свидетельствует о сочетанном влиянии двух исследуемых экологических факторов.

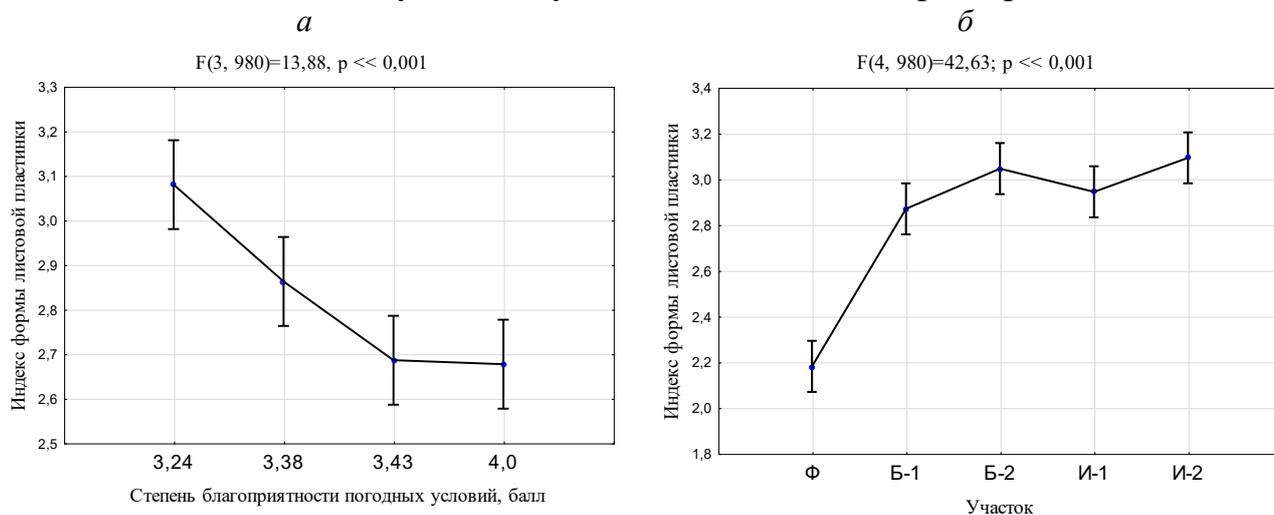


Рисунок 1 – Изменение ИФ в градиентах погодных условий (а) и техногенной трансформации почвы (б)

В ходе дисперсионного анализа установлено статистически значимое влияние на исследуемый признак анализируемых экологических факторов (Рисунок 1). Большую долю в дисперсию этого признака вносит техногенная трансформация почвы – 14,02 % по сравнению с погодой – 3,42 %.

Анализ средних значений исследуемого показателя свидетельствует о том, что на участке Фон развиваются яйцевидные листья, на техногенно трансформированных территориях – треугольно-яйцевидные. В градиенте неблагоприятности погоды изменения типа листа не наблюдается. Увеличение индекса укладывается в его значения, которые характерны одному типу листа. Таким образом, установлена неспецифичность реакции листа на неблагоприятные экологические факторы (погодные условия или техногенная трансформация почвы), которые приводят к смещению широкой части ЛП к ее основанию.

Значение индекса листовой пластинки (ИЛП) на участке Фон в период исследования варьирует в пределах 1,3–1,4 и уменьшается в градиенте техногенной трансформации почвы, независимо от года наблюдения, приближается к 1. В ходе двухфакторного дисперсионного анализа установлено статистически значимое влияние уровня загрязнения почвы тяжелыми металлами на ИЛП ($F(12; 980) = 4,06; p \ll 0,001$). Доля влияния фактора – 17,47 %. Ответная реакция на исследуемый фактор однозначна: ширина листа приближается к длине, т.е. лист округляется. В соответствии с усредненными значениями ИЛП лист растений участка Фон является широкояйцевидным, буферных и импактных – округло-яйцевидным. Влияние погодных условий менее выражено.

Для оценки степени вытянутости верхушки нами введен показатель отношения расстояния от кончика до самого широкого места ЛП к длине листовой пластинки – индекс вытянутости верхушки (ИВВ). Реакция *B. pendula* на неблагоприятные экологические факторы по данному показателю неспецифична: низкие значения СБП и высокий уровень техногенной трансформации почвы приводят к повышению значений ИВВ (участок: $F(4; 980) = 57,42; p \ll 0,001$; погода: $F(3; 980) = 9,3; p \ll 0,001$). На участке Фон лист *B. pendula* имеет заостренную верхушку с переходом в удлинённо заостренную на остальных территориях. В градиенте неблагоприятности погоды наблюдается незначительное повышение ИВВ, не сопровождающееся изменением формы листовой пластинки в части вытянутости верхушки.

При неблагоприятной погоде или техногенной нагрузке происходит увеличение длины и ширины листовой пластинки (Рисунок 2а). Такая же реакция показана при недостатке света (Михайловская, 1977; Лотова, 2001). Сочетанное действие двух исследуемых неблагоприятных факторов приводит к уменьшению размерных показателей. Это характерно для длины, ширины ЛП, расстояния от верхушки до самого широкого места у растений с участков импактной зоны в неблагоприятный год (Рисунок 2б).

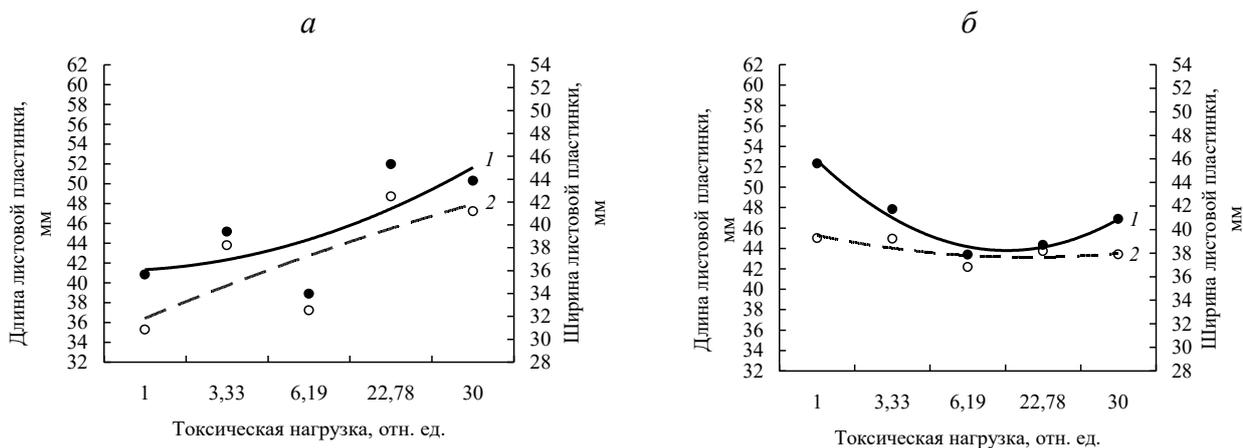


Рисунок 2 – Изменение длины и ширины листовой пластинки в градиенте токсической нагрузки в благоприятный (а – СБП = 4,0 балла) и неблагоприятный (б – СБП = 3,24 балла) годы. 1 – длина ЛП; 2 – ширина ЛП

О форме основания листовой пластинки можно судить по углу отхождения первой боковой жилки первого порядка от центральной. Самый маленький угол независимо от периода наблюдения у листьев на фоновом участке. Техногенная трансформация почвы приводит к повышению значений исследуемого признака ($F(4; 980) = 80,52; p \ll 0,001$). В большей степени этот эффект проявляется в градиенте Фон – Буфер-2. Изменение угла в градиенте техногенной трансформации почвы зависит от погодных условий. В благоприятные годы (СБП = 3,38–4,00 баллов) значение угла у листьев растений почти со всех участков выше, чем в неблагоприятный, и в большей степени увеличивается в градиенте техногенной трансформации почвы. Влияние погоды на данный признак статистически значимо ($F(3; 980) = 17,85; p \ll 0,001$). В целом на всех участках в благоприятный по погодным условиям год угол больше, чем в неблагоприятный.

На фоновом участке основание листа характеризуется как округленно-клиновидное (угол 43–46°) на протяжении всего периода исследования. Растения с техногенно нарушенных территорий более чувствительны к погодным факторам по этому признаку: в благоприятный год основание усеченное (51–55°), в неблагоприятный – округленно-клиновидное (47–49°).

Таким образом, из двух рассмотренных экологических факторов более значимый – эдафический. В градиенте техногенной трансформации среды изменяется форма листовой пластинки *V. pendula*: она округляется, верхушка вытягивается, основание выпрямляется, широкая часть смещается к основанию. В градиенте неблагоприятности погоды на участке Фон тип листа не изменяется, на загрязненных – изменяется форма основания листовой пластинки от усеченной до округленно-клиновидной.

4.2 Дифференциация листьев по морфологическим показателям в исследуемых экологических градиентах. Для характеристики морфотипов листовой пластинки нами взяты более стабильные признаки, определяющие ее форму: ИЛП, угол между главной жилкой и первой от основания листа БЖ и ИВВ. На основании количественных характеристик этих признаков нами выделено 12 морфотипов листа.

Реакция *B. pendula* по признаку разнообразия морфотипов листа на отдельный неблагоприятный фактор сходная: прослеживается уменьшение количества морфотипов, снижение их разнообразия, уменьшение доли преобладающего морфотипа и появление содоминантов (Рисунок 3). В этом проявляется неспецифичность реакции растений на действующий фактор.

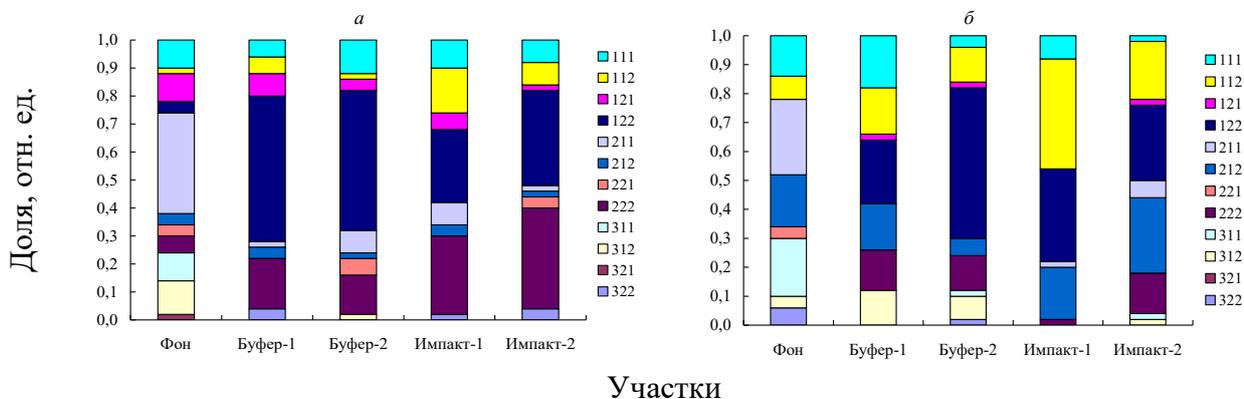


Рисунок 3 – Структура доминирования морфотипов листовых пластинок в градиенте техногенной трансформации почвы в благоприятный (а) и неблагоприятный (б) годы

Наряду с этим наблюдается специфическая реакция растений на техногенное загрязнение, которая проявляется в развитии на фоновом и загрязненных участках различных господствующих морфотипов листа независимо от степени благоприятности погоды. Широкояйцевидный с округленно-клиновидным основанием с заостренной верхушкой тип (211) доминирует только на Фоне и никогда не доминирует у растений буферной и импактной зон. При сочетанном действии неблагоприятных погодных факторов и высокого уровня загрязнения почвы реакция *B. pendula* по уровню разнообразия (количество морфотипов листа и индекс Шеннона) неоднозначна. Изменение структуры доминирования как в случае отдельно действующих факторов, так и при их сочетанном действии одинаковое: увеличивается количество морфотипов листа доминантной группы, и изменяется ее состав.

4.3 Групповая изменчивость морфологических признаков листа *Betula pendula* Roth в градиентах неблагоприятности погодных условий и техногенной трансформации почвы. Больше число признаков имеют средний уровень варьирования, высокий – характерен индексу формы, низкий – ИЛП и углы средней и верхней части листа. Выявлены признаки, которые изменяют уровень варьирования в разных частях листа: длина жилки повышает уровень изменчивости от основания к верхушке листа, расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка и угол понижают уровень варьирования от основания к верхушке.

В градиенте ухудшения погоды изменчивость признаков повышается. В большей степени эффект выражен на участках импактной зоны (Таблица 2). В градиенте техногенной трансформации почвы изменчивость признаков снижается. В большей степени эффект проявляется в благоприятный год. Эти изменения связаны с переходами части признаков из одной категории изменчивости в другую.

Таблица 2 – Среднее значение коэффициентов вариации (C_v , %) всех признаков листа для каждого участка в определенный год

Участки / Z, отн. ед.	Степень благоприятности погоды, балл				R_s	p
	4,0	3,43	3,38	3,24		
Левая сторона листа						
Фон / 1,0	19,28 ± 5,84	22,06 ± 6,47	20,35 ± 5,84	21,28 ± 7,01	-0,07	0,440
Буфер-1 / 3,33	18,82 ± 5,09	16,10 ± 8,01	17,34 ± 4,68	19,21 ± 7,87	0,02	0,860
Буфер-2 / 6,19	16,25 ± 5,26	17,54 ± 6,78	16,65 ± 5,00	18,24 ± 5,64	-0,16	0,097
Импакт-1 / 22,78	15,90 ± 4,63	18,70 ± 5,58	19,16 ± 5,41	19,57 ± 5,91	-0,23	0,015
Импакт-2 / 30,0	15,48 ± 4,84	18,06 ± 7,45	18,15 ± 5,98	18,14 ± 5,59	-0,21	0,026
R_s	-0,29	-0,11	-0,09	-0,11		
p	0,0005	0,222	0,310	0,215		

Примечание: R_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена; зависимость от погоды – $N = 108$, зависимость от нагрузки – $N = 135$. Признаки с правой стороны листа изменяются аналогично.

Альтернативным показателем, характеризующим устойчивость признака, выступает коэффициент стабильности, отражающий количество переходов признака с одного уровня изменчивости на другой. Этот показатель возрастает как в градиенте техногенной трансформации почвы (от 0,77 до 0,81), так и в градиенте неблагоприятности погоды (от 0,74 до 0,80).

Таким образом, можно говорить о неспецифичности реакции березы повислой на действие исследуемых неблагоприятных факторов, проявляющейся в повышении стабильности признаков по уровню изменчивости. При этом стабильность признаков может сохраняться на разных уровнях – низком, среднем, повышенном.

4.4 Выделение морфологических признаков, которые вносят наибольший вклад в изменчивость листа. Наибольшие факторные нагрузки по первому фактору на всех территориях получают длина 1–4-й БЖ первого порядка, расстояние между концами этих же жилок, расстояние между основаниями 4–5-й БЖ, длина и ширина ЛП и ее ширина слева и справа, расстояние от кончика листовой пластинки до самого широкого места. Эти переменные определяют в целом размеры и форму ЛП. Второй фактор имеет выраженные нагрузки по признакам «углы между центральной и 2–3 БЖ первого порядка» и «индекс формы». Эти переменные определяют форму основания листовой пластинки (степень его усеченности) и тип листа.

Глава 5. Структура морфологической изменчивости и изменение индикаторной роли признаков листа *B. pendula* в градиентах погодных условий и техногенной трансформации почвы

5.1 Характеристика индикаторной роли морфологических признаков листа *B. pendula*. С целью определения структуры изменчивости и оценки индикаторной роли морфологических признаков листа *B. pendula* проведен анализ соотношения общей (коэффициент вариации – C_v , %) и согласованной (R_{ch}^2 – усредненный по признаку «квадрат коэффициента корреляции») изменчивости (Ростова, 2002).

В исследованный период независимо от года наблюдения в качестве биологических индикаторов (Б – ключевые для организма), как правило, дифференцированы одни и те же признаки (Рисунок 4): длина 1–3-й БЖ первого порядка (№ 1–6 на рисунке), расстояние между концами БЖ с 1-й по 4-ю (№ 11–16), расстояние между основаниями 4-й и 5-й БЖ (№ 25–26), ДЛП (№ 27), ШЛП (№ 28), расстояние от кончика листовой пластинки до самого широкого места ЛП (№ 30), ширина половины листовой пластинки (№ 31–32). Таксономические индикаторы (Т – наименее детерминированные и изменчивые) – углы между центральной и первыми пятью БЖ первого порядка слева и справа (№ 33–42), ИЛП (№ 45). Эколого-биологические индикаторы (Э-Б) адаптивной изменчивости – длина 4 и 5-й БЖ первого порядка (№ 7–10), расстояние между концами этих жилок (№ 17–18). Экологические индикаторы (Э) – расстояние между основаниями 1 и 2-й БЖ первого порядка (№ 19–20), длина черешка (№ 29), расстояние от самой широкой части листа до основания (№ 43), индекс формы (№ 44). Таким образом, признаки листа *B. pendula*, изменчивость которых в большей степени зависит от влияния внешних условий, относятся к группе эколого-биологических (связаны с верхушкой) и экологических (связаны с нижней частью листа) индикаторов.

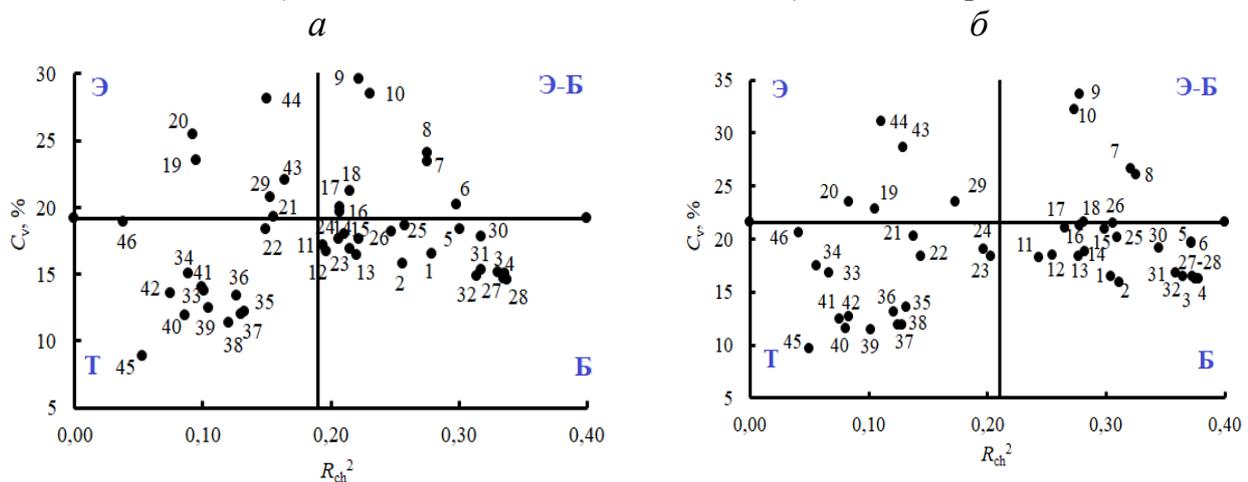


Рисунок 4 – Распределение признаков листа *B. pendula* по индикаторным группам в благоприятный (а) и неблагоприятный (б) годы. Номера признаков см. в тексте

5.2 Влияние экологических факторов на изменчивость эколого-зависимых признаков листа *B. pendula*. С целью выявления признаков, изменчивость которых в большей степени определяется тем или иным фактором, был проведен многофакторный дисперсионный анализ со смешанными эффектами, в котором в качестве фиксированных факторов выступали участок и год, в качестве случайных – дерево и лист. Установлено, что статистически значимое влияние на изменчивость всех исследуемых эколого-зависимых признаков (эколого-биологических и экологических индикаторов) оказывают в большей степени факторы «участок» ($F(4; 999) = 24,68-63,75; p \ll 0,001$, доля объясненной дисперсии 11–26 %) и «год» ($F(3; 999) = 5,65-16,59; p = 0,001$, 1–4 %).

5.3 Изменение индикаторной роли морфологических признаков листа *B. pendula* в градиентах неблагоприятных условий окружающей

среды. Набор признаков листа *B. pendula*, которые меняют свою индикаторную роль на фоне погодного и техногенного стресса, одинаков (Таблица 3). Однако направление изменения индикаторной роли у этих признаков в исследуемых градиентах противоположное. Как правило, в градиенте техногенной трансформации почвы изменение индикаторной роли признаков направлено в сторону снижения общей, а в отдельных случаях и согласованной изменчивости, а в градиенте неблагоприятных погодных условий, наоборот, повышения.

Таблица 3 – Изменение индикаторной роли признаков в градиенте техногенной трансформации почвы в разные годы и в градиенте погоды на разных участках

Фактор	Морфологические признаки листа				
	длина жилки	расстояние между концами БЖ	длина черешка	ИЛ	расстояние между основаниями БЖ
Фон → Импакт-2					
3,24	Э-Б → Б	Э-Б → Б	Б → Т	–	Э → Т
3,38	–	Т → Э-Б	Э → Э-Б	–	Т → Э
3,43	Э-Б → Б	–	Э → Т	Э → Т	Э-Б → Т
4,00	Э-Б → Б	Э → Б	Э → Т	Э → Т	Э-Б → Т
СБП 4,0 → 3,24					
Фон	Т → Э-Б	Т → Э-Б	Э → Э-Б	Э → Б	–
Буфер-1	–	–	Э-Б → Э	–	Э-Б → Т
Буфер-2	Б → Э-Б	Т → Б	Т → Э	Т → Э	–
Импакт-1	–	Т → Э-Б	Т → Э	–	–
Импакт-2	–	Т → Б	–	–	–

Примечание: обозначение см. в тексте. «→» – индикаторная роль признака не изменяется.

Установлены признаки, которые не изменяют своей индикаторной роли в градиенте трансформации почвы: угол между БЖ первого порядка и центральной и индекс листовой пластинки. Они стабильно относятся к группе таксономических индикаторов. Признаки «длина листовой пластинки» и «ширина листовой пластинки» изменяют индикаторную роль только в градиенте неблагоприятности погодных условий. Индекс формы листовой пластинки остается в группе экологических индикаторов, но при действии исследуемых неблагоприятных факторов усиливается его индикаторная роль: увеличивается общая и снижается согласованная изменчивость.

Глава 6. Зависимость морфологических признаков листа

B. pendula, произрастающей в градиенте техногенной трансформации почвы, от погодных факторов

6.1 Общая реакция *B. pendula* на погодные условия по морфологическим признакам из групп экологических и эколого-биологических индикаторов (набор признаков см. в п. 5.1). Для оценки межгодовой изменчивости исследуемых морфологических признаков листа *B. pendula* проведен дискриминантный анализ и вычислены средние квадраты

расстояния Махаланобиса (SMD). Анализ проведен отдельно растений с каждого исследуемого участка. Группирующая переменная – год.

На участках Фон и Буфер-1 признаки из группы экологических и эколого-биологических индикаторов проявляют сходную реакцию на погоду (Фон: SMD = 1,34 и 1,45 отн. ед.; Буфер-1: SMD = 0,52 и 0,49 отн. ед. соответственно) (Рисунок 5). Повышение уровня загрязнения почвы на участках импактной зоны делает признаки из группы экологических индикаторов более чувствительными к погодным условиям по сравнению с группой эколого-биологических индикаторов (Импакт-1: SMD = 1,66 и 0,49 отн. ед.; Импакт-2: SMD = 2,92 и 1,72 отн. ед. соответственно).

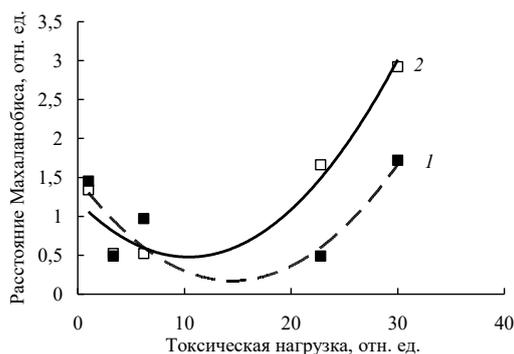


Рисунок 5 – Средние значения квадратов расстояний Махаланобиса, характеризующие близость эколого-биологических (1) и экологических (2) индикаторных групп признаков листа в разные вегетационные сезоны

6.2 Погодные факторы, определяющие изменчивость морфологических признаков листа. Установлено, что на признаки из группы эколого-биологических индикаторов адаптивной изменчивости в большей степени влияют осадки и температура, а из группы экологических индикаторов – гидротермический коэффициент. Так, признаки из группы эколого-биологических индикаторов на фоновом участке отрицательно коррелируют с суммой осадков за январь – май и июль текущего года (Рисунок 6а). На участке Буфер-1 отрицательно – с температурой июня текущего года ($R^2 = 0,75–0,99$; $p < 0,001$), на Буфер-2 – положительная зависимость от суммы осадков декабря предыдущего года ($R^2 = 0,60–0,89$; $p = 0,05–0,001$) (Рисунок 6б). У растений импактной зоны отрицательная зависимость признаков от суммы осадков декабря (Импакт-1: $R^2 = 0,81–0,99$; $p < 0,001$), положительная – от среднемесячной температуры июня текущего года (Импакт-2: $R^2 = 0,81–0,99$; $p < 0,001$) (Рисунок 6в, г). Аналогичная зависимость от этих погодных факторов показана для других признаков из группы эколого-биологических индикаторов.

Среди экологических индикаторов, как правило, сходство в реакции на погоду проявляют расстояние между основаниями 1 и 2-й БЖ первого порядка и расстояние от самой широкой части ЛП до ее основания. Развитие этих признаков на участке Фон идет активнее при высоких значениях ГТК июля предыдущего года и ГТК июня текущего (Рисунок 7а).

В условиях высокого загрязнения определяется ГТК мая текущего года (положительная связь) (Рисунок 7б). Из всех исследуемых признаков достаточно слабую зависимость от погодных факторов проявляет индекс формы, особенно у растений фонового и наиболее загрязненного участков ($R^2 = 0,02$ и $0,01$ соответственно; $p > 0,05$).

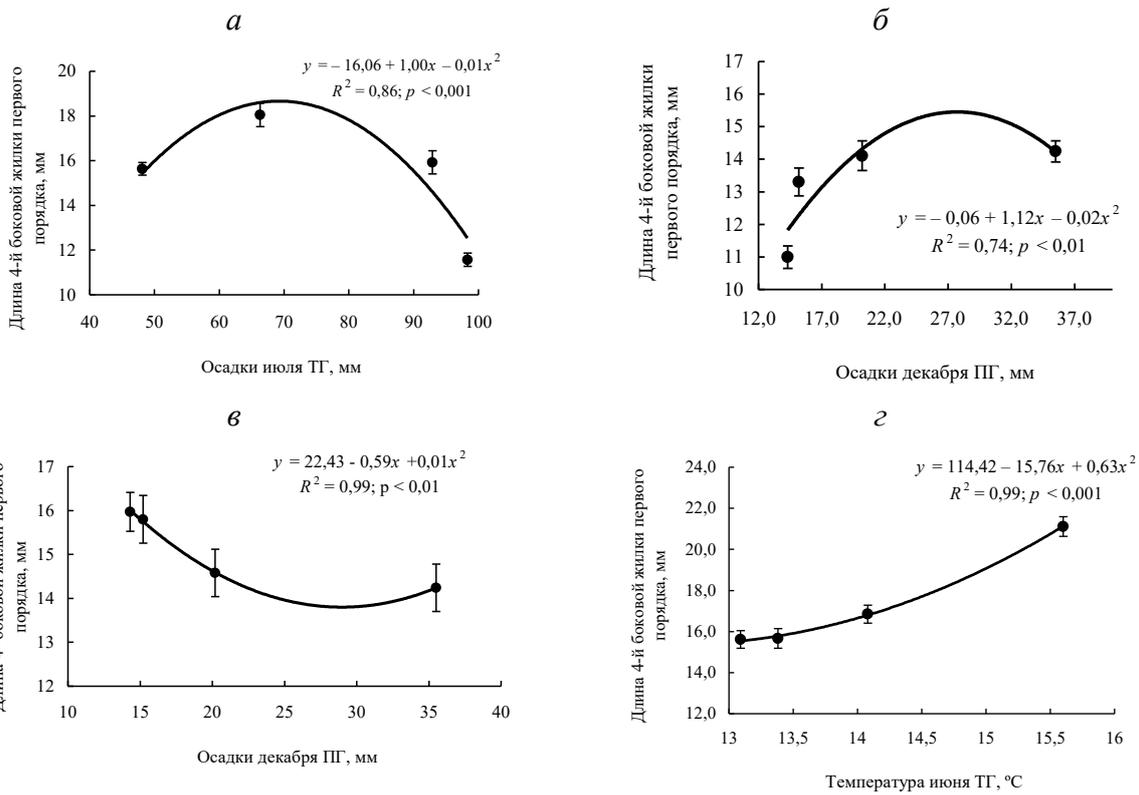


Рисунок 6 – Зависимость эколого-биологических признаков листа *V. pendula* от погодных факторов. Участки: а – Фон, б – Буфер-2, в – Импакт-1, г – Импакт-2

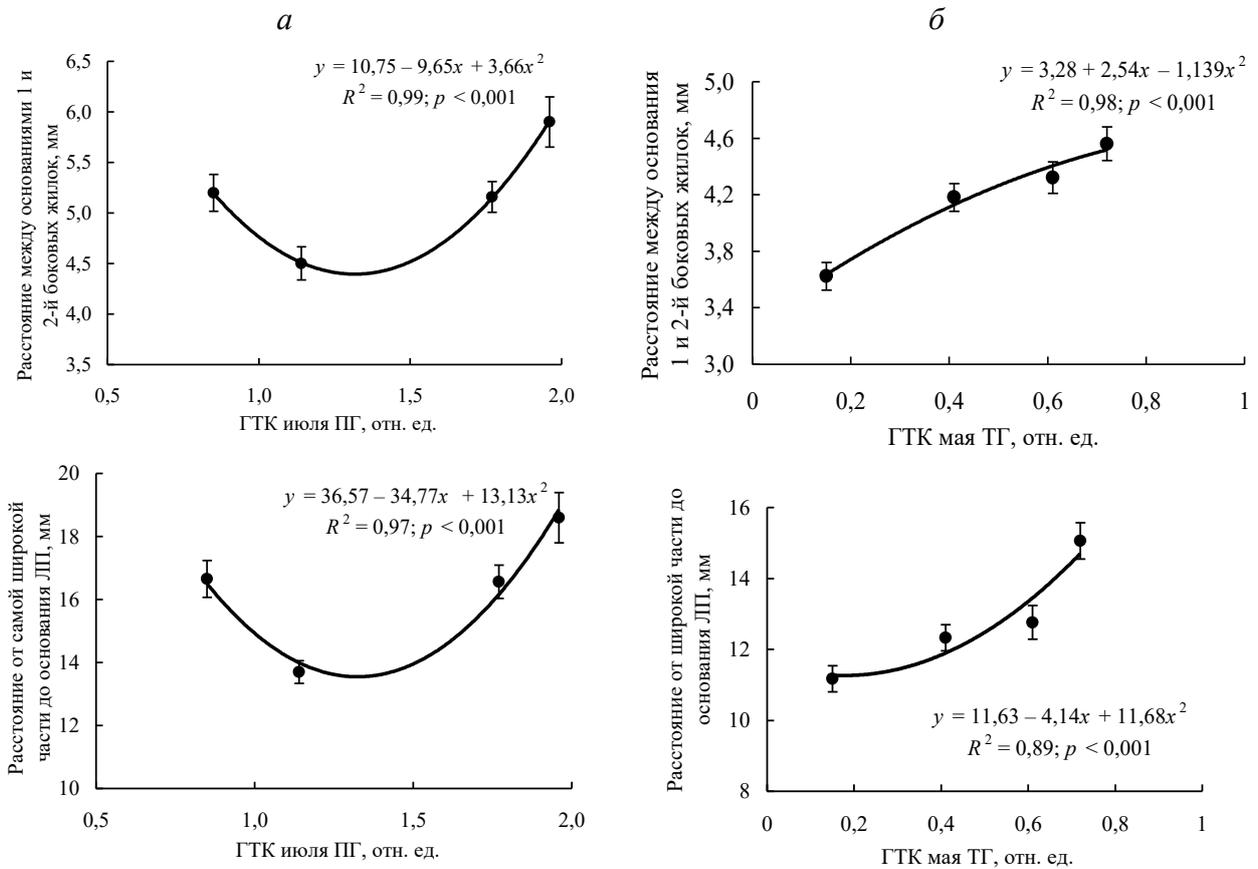


Рисунок 7 – Зависимость признаков группы экологических индикаторов с участков Фон (а) и Импакт-2 (б) от погодных факторов

Глава 7. Онтогенетические тактики морфологических признаков листа и стратегии вида

7.1 Онтогенетические тактики морфологических признаков листа *V. pendula*. Статистически значимая конвергентная тактика в градиенте техногенной трансформации почвы характерна только в благоприятный год для признаков: длина 4-й БЖ жилки первого порядка слева и справа ($r = -0,83-0,98$; $N = 6$; $p < 0,05$), длина листовой пластинки ($r = -0,89$; $N = 6$; $p < 0,05$), индекс листовой пластинки ($r = -0,83$; $N = 6$; $p < 0,05$), расстояние между основаниями 4 и 5-й БЖ первого порядка слева и справа ($r = -0,93-0,96$; $N = 6$; $p < 0,05$). Проявление значимых дивергентных тактик отмечено у признаков: расстояние между концами 2–3-й БЖ ($r = 0,96-0,98$; $N = 5$; $p < 0,05$) и 3–4-й БЖ первого порядка ($r = 0,95-0,98$; $N = 5$; $p < 0,05$) – в менее благоприятный год, что свидетельствует о их большей чувствительности к неблагоприятным погодным факторам у растений с техногенно трансформированных территорий.

Один и тот же признак в разных частях листа может характеризоваться разными тактиками: длина, расстояние между основаниями и концами БЖ первого порядка, угол между главной и БЖ. Кроме того, признаки: длина жилки, угол, расстояние от кончика до самой широкой части листа, ДЛП, длина черешка, ИЛП, ИЛ – изменяют тип тактики в зависимости от погодных условий. Наиболее разнообразны тактики у признака «угол»: все четыре вегетационных сезона отличаются по составу тактик, реализуемых в различных частях листа. Так, в благоприятный год для углов нижней и средней частей листовой пластинки характерна конвергентная тактика, верхней (между 4–5-й БЖ) – тактика стабилизации. В неблагоприятный – почти для всех углов характерна дивергентно-конвергентная тактика. Исключение составляет угол между 5-й БЖ и главной жилкой (конвергентная тактика).

Таким образом, погодные условия корректируют тактики, характерные для признаков в градиенте техногенной трансформации почв. Наряду с этим есть признаки, которые в благоприятный и неблагоприятный годы сохраняют вид онтогенетической тактики: расстояние между концами 1–4-й БЖ (конвергентно-дивергентная) и основаниями (неопределенная), ШЛП (конвергентная) и ширина половины ЛП (конвергентно-дивергентная), расстояние от самой широкой части листа до основания листа (конвергентная).

7.2 Онтогенетические стратегии *V. pendula* как интегральный показатель адаптивной реакции организма на условия окружающей среды. Онтогенетическая стратегия отражает согласованность развития растительного организма в различных условиях. Установлено, что независимо от природы действующего стрессового фактора для *V. pendula* в градиенте ухудшения условий характерна комбинированная стрессово-защитная онтогенетическая стратегия (Рисунок 8). Это свидетельствует о неспецифичности реакции *V. pendula* на исследуемые экологические факторы. Сочетанное действие неблагоприятных погодных условий и техногенной трансформации почвы усиливает защитную компоненту в данной стратегии.

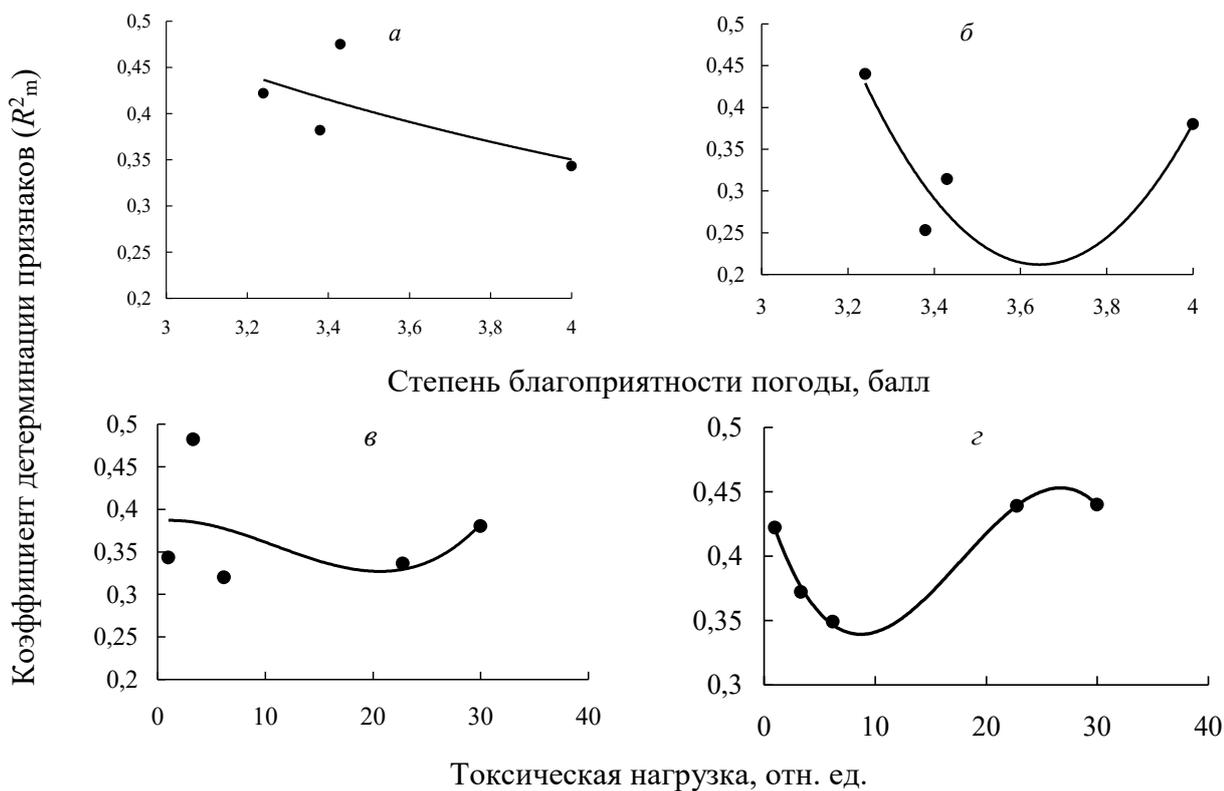


Рисунок 8 – Зависимость морфологической интеграции *B. pendula* от степени благоприятности погодных условий на участках Фон (а) и Импакт-2 (б) и уровня токсической нагрузки в местах произрастания растений в благоприятный (в) и неблагоприятный – (г) годы

Заключение

Изучение морфологической структуры и изменчивости листа *Betula pendula* Roth в градиентах техногенной трансформации почв и неблагоприятных погодных условий позволило выявить ряд закономерностей. Из двух анализируемых факторов на морфологическую структуру и изменчивость листа *B. pendula* в большей степени влияет техногенная трансформация почв, чем погодные условия. Можно предположить, что это связано с большей адаптацией растений к факторам, имеющим природный характер, чем антропогенный. Повышенную чувствительность к погодным условиям проявляют растения техногенно нарушенных территорий, о чем свидетельствует высокий уровень межгодовой изменчивости признаков из группы экологических и эколого-биологических индикаторов. Показано, что эколого-биологические индикаторы в большей степени реагируют на сумму осадков и среднемесячную температуру, а экологические – на гидротермический коэффициент.

Реакция *B. pendula* на два исследуемых фактора может быть специфичной или неспецифичной. Специфичность реакции на техногенное загрязнение проявляется в формировании на фоновой и техногенно трансформированных территориях разных доминирующих морфотипов. В градиенте техногенной трансформации почвы независимо от погодных условий снижается средний уровень изменчивости признаков. В градиенте неблагоприятности погоды на фоновом и загрязненных участках изменчивость признаков повышается. Набор

признаков, которые меняют свою индикаторную роль в градиентах неблагоприятности погоды и техногенного стресса, сходный. Однако направление изменения индикаторной роли у этих признаков в исследуемых градиентах противоположное.

Неспецифичность реакции *B. pendula* на исследуемые неблагоприятные факторы проявляется в повышении значений ИФ, индекса вытянутости верхушки, увеличении расстояния от верхушки до самой широкой части листовой пластинки; количество морфотипов листа уменьшается, снижается их разнообразие. Отмечается повышение стабильности признаков по уровню изменчивости. Независимо от природы действующего неблагоприятного фактора для вида характерна стрессово-защитная онтогенетическая стратегия. При этом сочетанное действие техногенной трансформации почв и неблагоприятных погодных условий усиливает защитную компоненту в данной стратегии.

Выводы

1. Эдафический фактор оказывает большее влияние на размер и форму листа *B. pendula*, чем погодный. В градиенте техногенной нагрузки листовая пластинка округляется, верхушка вытягивается, основание выпрямляется, широкая часть смещается к основанию. В градиенте неблагоприятности погоды наблюдается незначительное смещение широкой части листа к основанию. Сочетанное действие неблагоприятных факторов выражается в изменении формы основания листовой пластинки от усеченной до округленно-клиновидной и уменьшении длины и ширины листовой пластинки, при действии отдельных факторов последние увеличиваются.

2. На основании количественных показателей формы листовой пластинки выделено 12 морфотипов листа. Реакция *B. pendula* на техногенную трансформацию почвы и неблагоприятную погоду проявляется в уменьшении их количества, доли преобладающего морфотипа и появлении содоминантных типов, что свидетельствует о неспецифичности таковой. Специфичность реакции растений на техногенное загрязнение проявляется в развитии на фоновом и загрязненных участках различных доминирующих морфотипов листа независимо от степени благоприятности погоды.

3. Изученные признаки различны по уровню изменчивости и способности его сохранять в рассматриваемых градиентах. Среднее значение коэффициента вариации всего комплекса признаков в градиенте ухудшения погоды повышается, в градиенте техногенной трансформации почвы – снижается.

4. В структуре изменчивости морфологических признаков листа доминируют таксономические и биологические индикаторы. Эколого-биологические индикаторы связаны с верхушкой листа, экологические – с нижней частью.

5. В градиентах техногенного стресса и неблагоприятности погоды индикаторную роль изменяют одни и те же признаки: длина БЖ первого порядка, расстояние между основаниями и концами этих жилок, длина черешка, ИЛ. Изменения в первом градиенте направлены в сторону снижения общей и согласованной изменчивости, во втором – в сторону повышения.

6. Техногенная трансформация почвы повышает чувствительность признаков эколого-биологических и экологических индикаторных групп к погодным условиям. Первые в большей степени зависят от осадков и температуры, вторые – от ГТК.

7. Расстояние между концами и основаниями БЖ, ШЛП и ширина половины листовой пластинки, расстояние от самой широкой части листа до основания в градиенте техногенной трансформации почвы независимо от степени благоприятности погоды сохраняют онтогенетическую тактику. Длина БЖ, угол, расстояние от кончика до самой широкой части листа, ДЛП, длина черешка, ИЛП, ИЛ изменяют онтогенетическую тактику в зависимости от погодных условий. Длина БЖ, расстояние между основаниями и концами БЖ, угол между главной и БЖ характеризуются разными тактиками в разных частях листа.

8. Неблагоприятные погодные условия и техногенная трансформация почвы повышают морфологическую интеграцию признаков у *B. pendula*. В градиенте ухудшения условий независимо от природы действующего фактора для *B. pendula* характерна комбинированная стрессово-защитная онтогенетическая стратегия. Сочетанное действие исследуемых неблагоприятных факторов усиливает защитную компоненту в данной стратегии.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованные ВАК при Минобрнауки России

1. Жуйкова, Т. В. Сравнительная оценка флуктуирующей асимметрии листовой пластинки *Betula pendula* Roth при разных методах фиксации растительного материала / Т. В. Жуйкова, А. С. Попова, Э. В. Мелинг // Самарский научный вестник. – 2020. – Т. 9, № 4. – С. 58–65.

2. Жуйкова, Т. В. Морфологическая изменчивость листьев *Betula pendula* Roth в условиях техногенной трансформации окружающей среды / Т. В. Жуйкова, А. С. Попова, Э. В. Мелинг // Самарский научный вестник. – 2021. – Т. 10, № 1. – С. 65–74.

3. Жуйкова, Т. В. К методике оценки интегрального показателя степени благоприятности погодных условий для растений / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг, А. С. Попова // Самарский научный вестник. – 2022. – Т. 11, № 2. – С. 45–51.

4. Жуйкова, Т. В. Онтогенетические тактики морфологических признаков листа *Betula pendula* Roth в градиенте техногенной трансформации почв при изменяющихся погодных условиях / Т. В. Жуйкова, А. С. Попова // Самарский научный вестник. – 2022. – Т. 11, № 4. – С. 30–38.

5. Жуйкова, Т. В. Групповая изменчивость морфологических признаков листа *Betula pendula* Roth (Betulaceae, Magnoliópsida) в градиентах погодных условий и техногенной трансформации почв / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг, А. С. Попова // Поволжский экологический журнал. – 2023. – № 1. – С. 37–57.

Публикации в других изданиях

6. Жуйкова, Т. В. Оценка стабильности развития растений техногенно нарушенных территорий при изменяющихся погодных условиях /

Т. В. Жуйкова, В. В. Колосова, Э. В. Мелинг, **А. С. Попова** // Оценка состояния биоразнообразия: исследование стабильности развития : всерос. научн. конф. с междунар. участием (Москва, 29 мая 2019 г., г. Тула, 30–31 мая 2019 г.). – Якутск : Электронное изд-во НБ РС(Я). – С. 62–72.

7. Жуйкова, Т. В. Роль экологических факторов природного и техногенного характера в формировании онтогенетической нестабильности *Betula pendula* Roth / Т. В. Жуйкова, В. В. Колосова, **А. С. Попова** // Проблемы антропогенной трансформации природной среды : матер. междунар. конф. (г. Пермь, 14–15 ноября 2019 г.) ; под ред. С. А. Бузмакова. – Пермь [б. и.], 2019. – С. 156–159.

8. Жуйкова, Т. В. Зависимость признаков формы листа *Betula pendula* Roth от степени благоприятности погодных условий / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг **А. С. Попова** // Современные проблемы естественных наук и фармации : сб. статей всерос. науч. конф. (г. Йошкар-Ола, 16–22 мая 2022 г.) ; Министерство науки и высшего образования РФ, ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет». – Йошкар-Ола : Марийский гос. ун-т, 2022. – Вып. 11. – С. 157–160.

9. Жуйкова, Т. В. Изменение признаков формы листа *Betula pendula* Roth в градиенте эдафических и погодных условий / Т. В. Жуйкова, **А. С. Попова**, Э. В. Мелинг // Актуальные вопросы охраны биоразнообразия : материалы III Междунар. науч. конф. (г. Уфа, 1–4 ноября 2022 г.) ; отв. ред. А. Р. Ишбирдин. – Уфа : РИЦ УУНиТ, 2022. – С. 212–217.