

Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал)
федерального государственного автономного образовательного учреждения
высшего образования «Российский государственный профессионально-
педагогический университет»

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)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, доцент
Жуйкова Татьяна Валерьевна

Нижний Тагил

2023

Оглавление

Введение	5
Глава 1. Обзор литературы	12
1.1 Понятие «изменчивость» и принципы ее классификации	12
1.2 Влияние условий окружающей среды на изменение морфометрических параметров листа	15
1.3 Уровни варьирования морфометрических признаков растительных организмов.....	23
1.4 Индикаторные группы морфологических признаков.....	30
1.5 Онтогенетические тактики и онтогенетические стратегии	33
1.5.1 Онтогенетические тактики	33
1.5.2 Онтогенетические стратегии.....	36
Глава 2. Материалы и методы исследования	40
2.1 Эколого-биологическая характеристика <i>Betula pendula</i> Roth	40
2.2 Методика сбора и камеральной обработки материала	42
2.3 Определение интегрального показателя загрязнения почвы.....	45
2.4 Определение степени благоприятности погоды	45
2.5 Определение морфотипов листовой пластинки.....	47
2.6 Оценка групповой изменчивости	48
2.7 Структура морфологической изменчивости	48
2.8 Определение онтогенетических тактик	50
2.9 Определение онтогенетических стратегий.....	51
2.10 Статистический анализ результатов	52
Глава 3. Физико-географическая и экологическая характеристика исследуемых территорий	55

3.1 Физико-географическая характеристика Свердловской области.....	55
3.2 Физико-географические особенности территории г. Нижний Тагил и Притагильской зоны.....	58
3.3 Экологическая характеристика Притагильской зоны	63
3.4 Характеристика пробных площадей	66
Глава 4. Влияние погодных факторов и техногенной трансформации почвы на морфологические признаки листа <i>Betula pendula</i> Roth и их изменчивость	73
4.1 Изменение морфологических признаков, определяющих форму и размеры листа, в градиентах погоды и техногенной трансформации почвы	73
4.2 Дифференциация листьев по морфологическим показателям в исследуемых экологических градиентах	92
4.2.1 Дискриминация листьев растений с исследуемых территорий	92
4.2.2 Дискриминация листьев растений в исследуемые годы наблюдений..	98
4.2.3 Характеристика морфотипов листовой пластинки <i>B. pendula</i> с разных участков в различающиеся по погодным условиям годы.....	100
4.3 Групповая изменчивость морфологических признаков листа <i>Betula pendula</i> Roth в градиентах неблагоприятности погодных условий и техногенной трансформации почвы	108
4.4 Выделение морфологических признаков, которые вносят наибольший вклад в изменчивость листа.....	114
Глава 5. Структура морфологической изменчивости и изменение индикаторной роли признаков листа <i>B. pendula</i> в градиентах погодных условий и техногенной трансформации почвы	121
5.1 Характеристика индикаторной роли морфологических признаков листа <i>B. pendula</i>	121

5.2 Влияние экологических факторов на изменчивость эколого-зависимых признаков листа <i>V. pendula</i>	130
5.3 Изменение индикаторной роли морфологических признаков листа <i>V. pendula</i> в градиентах неблагоприятных условий окружающей среды	141
5.3.1 Изменение индикаторной роли морфологических признаков листа в градиенте техногенной трансформации почвы.....	141
5.3.2 Изменение индикаторной роли признаков морфологической структуры листа <i>V. pendula</i> в градиенте неблагоприятности погодных условий	146
Глава 6. Зависимость морфологических признаков листа <i>V. pendula</i> , произрастающей в градиенте техногенной трансформации почвы, от погодных факторов	154
6.1 Общая реакция <i>V. pendula</i> на погодные условия по морфологическим признакам из групп экологических и эколого-биологических индикаторов	154
6.2 Погодные факторы, определяющие изменчивость морфологических признаков листа	158
Глава 7. Онтогенетические тактики морфологических признаков листа и стратегии вида	184
7.1 Онтогенетические тактики морфологических признаков листа <i>V. pendula</i>	184
7.2 Онтогенетические стратегии <i>V. pendula</i> как интегральный показатель адаптивной реакции организма на условия окружающей среды	195
Заключение.....	202
Выводы	204
Список сокращений и условных обозначений.....	206
Список литературы.....	208
Приложение.....	237

Введение

Актуальность темы исследования. Морфометрические признаки, такие как длина стебля, площадь листьев, параметры генеративных органов, а также их изменчивость являются традиционными для диагностики габитуса растения (Малков, Нурминская, 2019). Представление об адаптационных механизмах растений в условиях действия неблагоприятных факторов окружающей среды дает изучение морфологической структуры и изменчивости их органов и представляет особый интерес для ботаников-экологов. В изучении изменчивости растений наиболее часто используют органы с дифференцированным и ограниченным ростом (Магомедмирзаев, 1990). В качестве такого объекта исследования может выступать лист, выполняющий важные физиологические функции (Хикматуллина, 2013).

Различные неблагоприятные экологические факторы окружающей среды приводят к отклонениям морфологических признаков растений от нормы, как правило, повышая их изменчивость. Под действием стресс-факторов уменьшается габитус растений, включая размеры листа, появляются фенотипические отклонения (явные отклонения от нормы), усиливается флуктуирующая асимметрия билатеральных органов (Трубина, 2011; Дуля, Микрюков, 2013; Буньо, Цвилынюк, 2015; Шадрина, Вольперт, 2018; Малков, Нурминская, 2019; Оценка состояния растений по стабильности развития ... , 2020; Baker, Dalby, 1980; Leary, Allendorf, 1989; Chaloupecká, Lepš, 2004; Life history variation in the heavy metal tolerant plant.., 2007; Fluctuating asymmetry ... , 2010).

Если результаты исследований влияния техногенного загрязнения окружающей среды на морфологические признаки листа и их изменчивость в литературе представлены достаточно широко, например, 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), техногенного загрязнения воздушного бассейна

(Мазная, Лянгузова, 2010; Зиятдинова, Уразгильдин, Денисова, 2012; Лянгузова, Мазная, 2012; Убаева, Муцалова, 2013; Ярмишко, Лянгузова, 2013; Соколова, Еремина, 2014), то влияние погодных условий изучено в меньшей степени (Банаев, 1996; Мигалина, Иванова, Махнев, 2009; Магомедова, 2019; Кириллова, Кириллов, 2021, 2022; Givnish, 1984; Ecotype adaptation and acclimation of leaf traits ... , 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 достаточно наглядную картину 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 работы – 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 *B. 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.

Вклад экологических факторов в общую дисперсию морфологических признаков из группы экологических и эколого-биологических индикаторов уменьшается в следующем порядке: участок > год > дерево > лист.

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 в зависимости от погодных условий вид онтогенетических тактик. Выявлено, что независимо от природы действующего стрессового фактора для *B. pendula* в градиенте ухудшения условий характерна комбинированная стрессово-защитная онтогенетическая стратегия, что свидетельствует о неспецифичности реакции *B. 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.

Полученные при выполнении диссертационного исследования результаты 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 сочетании – 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 *B. 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 *B. 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 листьев *B. pendula* охватывает четыре различающихся по степени благоприятности года, значителен объем выборки, использованы апробированные методики сбора (в одни и те же сроки, с едиными подходами к фиксации и камеральной обработке растительного материала) и анализа исследуемого материала, соответствующие задачам исследования, измерение всех параметров проведено одним оператором (автором исследования), 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 при Министерстве 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. Благодарю руководство Нижнетагильского государственного социально-педагогического института (филиала) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» (г. Нижний Тагил) и кафедру естественных наук и физико-математического образования за создание условий для выполнения диссертационного исследования.

Глава 1. Обзор литературы

1.1 Понятие «изменчивость» и принципы ее классификации

Термин «изменчивость» широко используется в научной литературе. Несмотря на это, сегодня нет однозначной формулировки данного понятия. В обзоре О. Н. Тиходеева (2018), посвященном изменчивости и ее формам, понятие «изменчивость» рассматривается как способность живого претерпевать изменения.

На основе понятия строится классификация форм изменчивости. Одним из первых исследователей, кто привел классификацию форм изменчивости, был М. Адансон (Adanson, 1763). Автор выделял мутации, изменчивость в результате гибридизации и изменчивость, вызванную факторами внешней среды.

Ю. А. Филипченко (2023) разделяет два понятия изменчивости – непосредственную изменчивость (изменчивость как состояние) и изменения и вариации (изменчивость как процесс).

В соответствии с общепринятой концепцией различают два вида изменчивости – наследственную и ненаследственную. Однако провести четкое разделение данных видов изменчивости невозможно, поскольку за одним и тем же видом изменчивости могут стоять разные молекулярные механизмы. В то же время сходные молекулярные события могут приводить как к наследственной, так и к ненаследственной изменчивости (Тиходеев, 2012).

Ю. А. Злобин (1989) под изменчивостью понимает варьирование значений признака вокруг его среднего значения в пределах одной особи или от особи к особи в пределах популяции. Для некоторых признаков, например для размера листа, изменчивость определяется в пределах одной особи. В отношении других параметров (высота растения, фитомасса) наблюдается только популяционная изменчивость, поскольку они выражаются единственным значением для данной конкретной особи (Злобин, 1989). Таким образом, можно говорить об индивидуальной и групповой изменчивости.

С. А. Мамаев (1973), проанализировав и упорядочив предложенные Н. В. Дылисом (1947), Л. Ф. Правдиным (1964), Е. А. Пугачом (1964) понятия изменчивости растений, предложил свою классификацию. Автор выделяет эндогенную, индивидуальную, хронографическую, половую, географическую, экологическую изменчивости. Эндогенная, или метамерная изменчивость, – это изменчивость органов (плодов, листьев, семян, цветков, корней, побегов и др.) в пределах особи. Наибольшей эндогенной изменчивостью характеризуются количественные признаки вегетативных органов (длина черешка, размеры листьев) (Мамаев, 1973). При индивидуальной изменчивости изменения характеризуют только отдельную особь, и вызваны они влиянием внешних условий, то есть возникают в результате трансформаций (Филипченко, 2023). Хронографическая изменчивость, или временная, – изменчивость, обусловленная сезонными влияниями и стадиями онтогенеза. Половая изменчивость – различия, которые обусловлены существованием разнополых особей в популяциях (Мамаев, 1973).

Ю. А. Злобин (1989) предлагает классификацию видов изменчивости в зависимости от форм ее проявления и факторов, вызывающих изменчивость, – географическую, экологическую, темпоральную изменчивости. Первая обусловлена общими географическими факторами, вторая – действием экологических факторов, последняя связана с погодными колебаниями.

Е. Н. Синская (1963) подробно рассматривала экологическую и географическую изменчивости. Автор выделяет абиотические и биотические экологические факторы. Так, к абиотическим факторам относятся высокие и низкие температуры (экстремальные для растений), засуха, недостаток кислорода (гипоксия), избыток воды и солей в почве, ультрафиолетовая радиация, очень высокая или низкая освещенность, присутствие в атмосфере вредных веществ (Генкель, 1982; Кузнецова, 1982; Биология, 2003; Васильев, Васильева, 2009). Географическая изменчивость – различия между территориально разобщенными популяциями одного и того же вида.

О. Н. Тиходеев (2018) отмечает, что необходимо разграничивать три явления: изменчивость, конкретные изменения и биологическое разнообразие. Основываясь на этом, а также на подходе, названном дифференциальной концепцией изменчивости (Тиходеев, 2014, 2015), автор выделяет пять аспектов, имеющих непосредственное отношение к изменчивости и лежащих в основе ее классификации (Тиходеев, 2018):

1) характер изменяемых признаков. В данном аспекте автор рассматривает изменчивость морфологическую (способность к изменению структуры), физиологическую (способность к изменению функционирования), биохимическую (способность к изменению молекулярных компонентов), поведенческую (способность к изменению поведения);

2) характер варьирования изменяемых признаков: деление на качественную и количественную изменчивость обусловлено тем, что для качественных (счетных) признаков характерны четкие градации, а для количественных – непрерывные вариационные ряды;

3) наличие связи между изменяемыми признаками. По данному аспекту выделяют коррелятивную и некоррелятивную изменчивости. Данная классификация применима тогда, когда анализируется несколько признаков сразу;

4) движущие силы изменчивости: модификационная изменчивость (обусловлена направленным воздействием внешней среды), онтогенетическая (в связи с закономерностями индивидуального развития), флуктуационная (обусловлена случайными молекулярными событиями);

5) молекулярные механизмы реализации изменчивости: корово-молекулярная изменчивость (изменения в ходе основных молекулярных процессов, обеспечивающих функционирования генов и их продуктов), эугенетическая изменчивость (изменения в количестве или первичной структуре ДНК), эпигенетическая изменчивость (изменения в регуляции действия генов или генных продуктов).

Таким образом, многие из предложенных классификаций в большей степени или полностью автономны, некоторые из них перекрываются. Однако вопрос о создании единой классификации, которая охватывала бы сразу все аспекты изменчивости, остается на современном этапе открытым.

В оценке масштабов явления изменчивости также нет единства (Тиходеев, 2012). Ряд авторов (Вавилов, 1987; Инге-Вечтомов, 2010) рассматривает изменчивость как любые проявления биологического разнообразия. Другие сводят к разнообразию внутри популяции (Mayr, 1942) или внутри вида (Яблоков, 1966; Мамаев, 1973; Тиходеев, 2012; Тейлор, Грин, Стаут, 2019; Филипченко, 2023; Darwin, 1859; Dobzhansky, 1950). С точки зрения Н. В. Тимофеева-Ресовского (1964), изменчивость может проявляться на всех уровнях организации живой материи.

1.2 Влияние условий окружающей среды на изменение морфометрических параметров листа

Изменения размера и формы листьев влияют на скорость, с которой растение обменивается теплом, теряет водяной пар и поглощает углекислый газ. Они играют фактически центральную роль в адаптации растительного организма к росту и выживанию в стрессовых условиях. Поэтому изменение морфометрических показателей листа может рассматриваться как критерий оценки неблагоприятности условий произрастания растений (Givnish, 1979; Li, Wang, 2021).

Исследование морфологических признаков листьев обеспечивает понимание того, как растения реагируют на изменения окружающей среды и адаптируются к ним, дает представление о приспособленности видов, динамике сообществ и функционировании экосистем (Li, Wang, 2021). По изменению параметров листовой пластинки можно судить об адаптивной стратегии (Уразгильдин, Кулагин, 2017). Уменьшение размеров листа (ксероморфизация) при хроническом загрязнении считается проявлением классической адаптации (Уразгильдин, Кулагин, 2022).

В литературе приведены результаты большого числа исследований, связанных с изучением изменения морфологических показателей листьев растений под влиянием техногенного загрязнения. В меньшей степени описано влияние погодных условий на параметры листа. В качестве объектов исследования выступают травянистые растения, кустарники и древесные породы. Так, S. K. Leghari, M. Zaidi (2013) для растений *Rosa indica* L., *Prunus armeniaca* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Melia azadirach* L. *Fraxinus excelsior* L., *Eucalyptus tereticomis* L., *Morus alba* L., *Ficus carica* L., *Morus nigra* L., *Pistacia vera* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Punica granatum* L., *Vitis vinifera* L., произрастающих в городских (загрязненных) районах г. Кветта (Пакистан), установили снижение площади, ширины и длины листа, а также длины черешка в условиях высокой транспортной нагрузки.

Е. А. Мазная, И. В. Лянгузова (2010) проводили оценку морфометрических показателей ягодных кустарничков черники обыкновенной *Vaccinium myrtillus* L. и брусники обыкновенной *Vaccinium vitis-idaea* L., произрастающих в районе медно-никелевого комбината «Североникель» (Мурманская область, г. Мончегорск). Установлено, что в условиях аэротехногенного загрязнения диоксидом серы и полиметаллической пылью у данных видов растений снижаются все показатели размерной структуры. Так, морфометрический показатель площадь листа меньше в буферной и импактной зонах по сравнению с фоновым участком.

D. D. Ackerly et al. изучали изменение размера и удельной площади листьев у 22 видов кустарников чапарала в градиенте инсоляции. Авторами показано уменьшение всех исследуемых параметров при увеличении значений исследуемого фактора (Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants ... , 2002).

По данным А. Б. Савинова и М. А. Солошенко (2002), у растений подорожника большого *Plantago major* L. в магистральных посадках размеры листовых пластинок уменьшаются в градиенте увеличения автотрафика.

В. И. Полонский и И. С. Полякова (2014) измеряли морфометрические параметры листьев сирени венгерской *Syringa josikaea* Jacq. (ширину и толщину) в условиях антропогенной нагрузки г. Красноярска. Также рассчитывали отношение ширины листа к толщине. Установлено, что на загрязненной территории значение показателя «ширина листа» меньше на 22 %, чем на фоновом участке, а значение показателя «толщина листа» больше на 43 %. Величина же безразмерного показателя «отношение ширины листа к толщине» меньше на 85 % на загрязненном участке по сравнению с фоном.

Л. С. Савинцева (2015) изучала строение листа сирени обыкновенной *Syringa vulgaris* L. в условиях г. Кирова и установила, что на фоновом участке средние значения длины черешка, длины и ширины листовой пластинки меньше, чем в условиях урбаноcреды.

Ряд авторов оценивал влияние погодных условий на морфометрические показатели листьев травянистых и древесных растений. Для орхидеи *Cypripedium calceolus* L., произрастающей в разных экотопах Республики Коми, определено действие температуры и осадков на линейные размеры листа (Кириллова, Кириллов, 2021). Установлено, что влияние погодных факторов на растения зависит от места произрастания ценопопуляций. Так, на размер листьев орхидеи *Cypripedium calceolus* L., произрастающей в лесу, отрицательное влияние оказывают температура и осадки мая текущего вегетационного периода. Для растений, произрастающих на болоте, осадки мая текущего вегетационного периода и температура августа предыдущего вегетационного периода оказывали положительное влияние на размеры листьев.

Для пустырника пятилопастного *Leonurus quinquelobatus* Gilib., произрастающего в зоне восточно-уральского радиоактивного следа, установлено, что растения с радиоактивных территорий более чувствительны к погодным факторам, чем с фоновых участков (Антонова, Позолотина, 2020).

C. Warren et al. (Ecotype adaptation and acclimation of leaf traits ... , 2006) изучали влияние осадков на морфологические признаки листьев 29 видов эвкалипта. Установлено, что площадь листа прямо пропорционально

коррелирует с количеством осадков. Аналогичное заключение было сделано Т. Givnish (1984) при изучении адаптации листьев деревьев в тропических лесах.

Нередко в качестве объекта исследования выступают клен *Acer*, липа *Tilia*, тополь *Populus*, дуб *Quercus* (Уразгильдин, 1998; Убаева, 2012; Сейдафаров, 2013; Мамедова, 2019; Kosiba, 2008). В. Н. Дрожжина (2019) отмечает тенденцию к уменьшению длины, ширины листовой пластинки, длины черешка, площади листа липы мелколистной *Tilia cordata* Roth. под воздействием автотранспортного и промышленного загрязнения в условиях городской среды г. Воронежа. Усиление ксероморфности при усилении атмосферного загрязнения установлено и для дуба черешчатого *Quercus robur* L. (Зиятдинова, Уразгильдин, Денисова, 2012). Авторы изучали закономерности изменения морфологических параметров в конце вегетационного периода при усилении промышленного загрязнения и в течение вегетационного периода в зоне сильного загрязнения и в зоне контроля. Значения площади листовой пластинки, длины черешка, длины листовой пластинки в конце вегетационного периода были меньше, чем в начале, в то время как ширина листовой пластинки не изменялась. В течение вегетационного периода в зоне сильного загрязнения все исследуемые показатели снижались. Для тополя пирамидального *Populus pyramidalis*, произрастающего на территории г. Воронеж, отмечается уменьшение размеров листа в большинстве исследуемых городских участков по сравнению с фоном (Клевцова, Юранова, 2017). При этом авторами показана связь изменения исследуемых морфометрических параметров с видом функциональной зоны, в которой произрастает тополь. Так, минимальные размерные показатели листовой пластинки *Populus pyramidalis* характерны для растений, произрастающих в транспортной функциональной зоне. По мнению М. А. Клевцовой и А. В. Юрановой (2017), у более устойчивых видов происходит минимизация размера листа как преадаптивная реакция растения к неблагоприятным условиям среды.

Исследование основных морфометрических показателей тополя итальянского *Populus italica* (Du Roi) Moench, произрастающего в г. Липецке,

показало, что под влиянием эмиссии загрязняющих веществ промышленных предприятий размеры листовой пластинки тополя уменьшаются (Клевцова, Михеев, 2021). На пересечении крупных магистральных улиц города, в зоне влияния выбросов цементного завода, металлургического комбината, коксохимического производства уменьшается площадь листовых пластинок *Populus italica* (Du Roi) Moench.

Р. Ш. Убаева и С. Ш. Муцалова (2013) проводили комплексное исследование нескольких видов кленов, произрастающих в условиях загрязненности воздушного бассейна г. Грозный. Измеряли следующие параметры листа: длину и ширину листовой пластинки, длину черешка. Наиболее четкая закономерность выделена авторами для клена остролистного *Acer platanoides* L.: в условиях загрязнения среды исследуемые размерные показатели уменьшаются. Е. Г. Тюлькова (2016) также проводила исследование длины и ширины листовой пластинки клена остролистного *Acer platanoides*, а также тополя белого *Populus alba* L. и березы повислой *Betula pendula* Roth, произрастающих в промышленной зоне г. Гомеля. Установлено, что с увеличением степени техногенного загрязнения от промышленных предприятий морфометрические параметры листовой пластинки исследуемых видов древесных растений достоверно уменьшаются. Противоположные результаты получены Л. С. Савинцевой (2015): в условиях урбаноcреды линейные показатели листовой пластинки *Acer platanoides* L. увеличиваются.

Г. Г. Соколовой и А. А. Ереминой (2014) для клена ясенелистного *Acer negundo* L., березы повислой *Betula pendula* Roth и липы сердцевидной *Tilia cordata* Mill., произрастающих в условиях загрязнения воздушной среды г. Горно-Алтайска, выявлено, что в контрольном участке, расположенном вне города, длина, ширина и площадь листовых пластинок у всех трех исследуемых видов деревьев ниже, чем на участках, расположенных в непосредственной близости от автодорог, автозаправочных станций, котельных, завода железобетонных изделий, и чуть ниже, чем в городских парках. Авторы объясняют данную закономерность тем, что растения адаптируются к уменьшению количества

хлорофилла, разрушающегося под действием загрязняющих веществ, увеличением площади листовой пластинки.

В контексте нашего исследования представляют интерес работы, в которых в качестве объекта изучения выступает береза (*Betula L.*). Прослеживаются два направления изменения морфометрических показателей листовой пластинки березы под влиянием неблагоприятных факторов окружающей среды: либо увеличение линейных параметров, либо проявление ксероморфизма. Е. В. Коротеева с соавт. (В градиенте влияния выбросов Карабашского медеплавильного комбината ... , 2015) исследовали листья березы повислой *Betula pendula* Roth в градиенте загрязнения поллютантами, выбрасываемыми Карабашским медеплавильным комбинатом. Установлено, что на импактном участке по сравнению с фоновым значительно уменьшается ширина листа (на 18 % по сравнению с фоном), длина второй боковой жилки (на 19 %). При расчете корреляций определено, что при приближении к комбинату все размерные признаки листа уменьшаются. Авторы отмечают, что в градиенте загрязнения поллютантами рост листа идет преимущественно в ширину.

М. А. Клевцова и А. А. Михеев (2020а) измеряли площадь листовых пластинок *Betula pendula* Roth, произрастающей в промышленной, транспортной, жилой, рекреационной зонах г. Воронеж. Наименьшее значение данного параметра во всей исследуемой выборке отмечено для промышленных зон. Авторы объясняют это подавлением роста клеток, тканей, органов вследствие нарушения механизмов саморегуляции в условиях промышленного загрязнения. Наблюдается укорочение листовой пластинки березы повислой на территории г. Воронеж. М. А. Клевцова и А. А. Михеев (2020б) отмечают, что лист приобретает невытянутую ромбовидную форму. Установлено, что в 64 % исследуемых точек по сравнению с фоновым участком длина листьев была меньше. В 85 % точек ширина листьев была больше по сравнению с контролем. Между длиной и шириной листовой пластинки установлена достоверная корреляционная связь.

Г. Р. Хикматуллина (2013) проводила оценку морфометрических показателей листьев березы повислой *Betula pendula* Roth, произрастающей на магистральных, парковых участках г. Ижевска, г. Воткинска и г. Агрыз. Отмечается, что длина черешка у листьев, собранных на магистральных участках, по сравнению с парковыми и контрольными участками, имеет меньшее значение. Установлено, что в условиях аномальной жары для листовых пластинок берез из магистральных участков характерна меньшая площадь, наблюдается явление ксерофитизации листового аппарата как адаптивная реакция на недостаточность влаги. В менее засушливый год площадь листовой пластинки *Betula pendula* Roth с магистральных участков больше, чем в контрольной выборке. В исследовании Г. Р. Хикматуллиной (2013) для всей выборки листьев получено три разновидности формы листовой пластинки березы повислой *B. pendula*: треугольно-ромбовидная, ромбовидная, треугольная. При этом автор отмечает тенденцию удлинения ромбовидной формы листьев из участков с высокой техногенной нагрузкой.

Наряду с исследованиями, в которых показано уменьшение мерных параметров листа у *B. pendula* в условиях антропогенного воздействия, встречаются работы, представляющие противоположные результаты. Так, в исследованиях Н. В. Турмухаметовой (2005), которая изучала изменение морфо-анатомического строения листьев *Betula pendula* Roth в окрестностях г. Йошкар-Ола, установлено, что в условиях загрязнения выбросами автотранспорта площадь листовой пластинки увеличилась.

Л. С. Савинцева (2015) отмечает, что для листьев *Betula pendula* Roth, произрастающей на территории г. Кирова, характерна следующая закономерность изменения морфометрических показателей под влиянием урбаноcреды: в городских условиях наблюдается увеличение линейных размеров листа. Так, средние показатели длины и ширины листовой пластинки *B. pendula* в выборках, взятых на городских участках, превышают эти же показатели на фоновых территориях. Примечательно, что в условиях города на пробных площадях с большей техногенной нагрузкой длина и ширина листовой

пластинки меньше. Отношение линейных размеров «длина/ширина» выше в выборках из урбаноcреды, чем на фоне. Автор также отмечает, что в условиях города меняется форма листовой пластинки *B. pendula*. На фоновом участке это треугольно-ромбически-яйцевидная форма. В урбаноcреде листовая пластинка удлиняется, приобретая ромбовидно-удлиненную форму. Л. С. Савинцева (2015) предполагает, что удлинение листовой пластинки в условиях урбанизированной среды происходит за счет уменьшения угла между главной жилкой и второй от основания жилкой второго порядка.

С. В. Мигалина с соавт. (2009) рассматривали изменения морфологических параметров листа двух видов берез *B. pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. В климатическом градиенте произрастания в разных ботанико-географических зонах при общей протяженности трансекты вдоль Урала 1600 км – от лесотундры до лесостепи. Определена зависимость размеров листьев берез от положения популяции деревьев относительно климатического оптимума. У вида *B. pendula* наибольшие размеры листьев показаны на северном пределе ее распределения. Адаптивной реакцией фотосинтетического аппарата на низкие температуры становится увеличение площади листа. Авторы отмечают, что в условиях Крайнего Севера такое структурно-функциональное адаптивное изменение листовой пластинки не обеспечит положительный углеродный баланс, поэтому данный вид березы не произрастает в экстремальных условиях Крайнего Севера (лесотундре). Наряду с этим у *B. pubescens* Ehrh. (стрессоустойчивый вид) в крайних участках трансекты (на севере – лесотундра и северная тайга, на юге – лесостепь и степь) листья уменьшаются. С. В. Мигалина с соавт. (Мигалина, Иванова, Махнев, 2009) считают, что линейные размеры листьев березы могут служить индикатором продуктивности вида в условиях изменения климатических показателей. Также установлено, что линейные размеры листа белых берез зависят от разных климатических зон. При этом погодные условия конкретного вегетационного сезона в отдельной климатической зоне не оказывают влияния на изменение морфометрических показателей листовой пластинки двух исследуемых видов берез. Так, показатель «площадь листа»

у деревьев из разных климатических зон в конкретный вегетационный период был стабилен. Обратная закономерность характерна для формы листовой пластинки у обоих видов берез. В более засушливый вегетационный сезон коэффициент формы листа берез, произрастающих в исследуемых климатических зонах, снижается.

Таким образом, размеры и форма листовой пластинки различных видов растений могут изменяться под влиянием как техногенных факторов, так и погодно-климатических условий. Зачастую в условиях стресса наблюдается уменьшение площади и морфометрических параметров листа. В некоторых случаях отмечаются неспецифические адаптивные реакции, то есть увеличение всех или некоторых размерных показателей листовой пластинки растения. Как правило, неблагоприятные факторы окружающей среды приводят к удлинению листовой пластинки *Betula pendula* Roth и формированию ромбовидно-удлиненной формы.

1.3 Уровни варьирования морфометрических признаков растительных организмов

По степени изменчивости морфологических признаков растений можно судить о влиянии экологических факторов среды на растительные организмы. Для оценки варьирования признаков используют коэффициент вариации C_v (%), который определяется как отношение среднеквадратичного отклонения признака к его среднему значению.

Не существует единого мнения по поводу адаптивного характера изменчивости. Снижение уровня изменчивости ряд авторов (Ловелиус, 1979; Северцов, 1990; Изменчивость популяционных параметров ... , 2001) характеризует как показатель низкой устойчивости популяции к изменению условий окружающей среды. Другие же рассматривают низкую степень изменчивости в качестве показателя высокой адаптированности организмов к действию неблагоприятных факторов (Симинел, Кильчевская, 1984; Авров,

1996; Титов, 1999; Чернодубов, 2009; Самофертильность у сосны обыкновенной ... , 2009; Чекменева, 2011).

А. В. Локтева, В. С. Симагин (2013) изучали изменчивость признаков листа растения-интродуцента, вишни Маака *Prunus maackii* Rupr., на территории г. Новосибирска и Новосибирского района (аллейные посадки, парки, скверы, вдоль основных магистралей, во дворах жилых домов). Установили, что количественные признаки листьев данного растения имеют следующие уровни изменчивости: длина, ширина листовая пластинка и длина черешка – средний уровень изменчивости ($C_v = 13,1, 13,9$ и $15,5$ % соответственно); диаметр черешка ($C_v = 25,5$ %) – повышенный уровень; число железок – очень высокий уровень изменчивости ($C_v = 98,01$ %).

А. П. Кожевников с соавт. (Кожевников, Шипицина, Кондратова, 2022) проводили исследование кустарников-интродуцентов, произрастающих в г. Екатеринбург, г. Заречный, пос. Арти. Авторы считают, что высокий уровень изменчивости признака указывает на низкую приспособленность растения. Установлено, что для сирени обыкновенной *Syringa vulgaris* L. по признаку «длина листьев» очень высокий уровень вариабельности ($C_v = 32$ %) характерен для растений промышленной зоны г. Заречный. Повышенный уровень изменчивости признака «ширина листьев» ($C_v = 22,1$ %) выявлен у растений сирени в озеленительных посадках г. Екатеринбурга. Такой же уровень вариабельности признака «индекс листовых пластинок» ($C_v = 21,9$ %) характерен для кустарников *Syringa vulgaris* L. г. Заречный. Для кизильника черноплодного *Cotoneaster melanocarpa* Lodd. по признаку «длина листьев» установлены средний, низкий и очень низкий уровни изменчивости в городских условиях, в частности в озеленительных посадках микрорайонов Компрессорный, Синие Камни и Кольцово г. Екатеринбурга. Низкий уровень изменчивости признака «ширина листьев» определен для кизильника, произрастающего около ж/д станции Шарташ, повышенный – в микрорайоне Кольцово. По признаку «ИФ» установлен очень низкий уровень изменчивости в микрорайоне Компрессорный.

Р. У. Хатаева с соавт. (Хатаева, Дельмиханова, Эржапова, 2018) проводили оценку изменчивости морфометрических и количественных показателей трех видов бересклетов, произрастающих в Ботаническом саду Чеченского государственного университета. Исследуемые признаки авторы разделили по уровням изменчивости: для вида *Euonymus verrucosa* Scop. слабоварьирующие – длина листовой пластинки (ДЛП) ($C_v = 17,23\%$); средневарьирующие – количество жилок второго порядка ($C_v = 22,79\%$), ширина листовой пластинки (ШЛП) ($C_v = 22,19\%$); сильноварьирующие – длина черешка (ДЧ) ($C_v = 26,36\%$), ширина основания побега ($C_v = 26,34\%$), количество междоузлий ($C_v = 27,53\%$), длина побега ($C_v = 43,67\%$), количество листьев ($C_v = 58,42\%$), ширина побега под верхушечной почкой ($C_v = 25,37\%$).

Для вида *Euonymus europaea* L. средневарьирующими признаками выступают ДЛП ($C_v = 22,42\%$), ШЛП ($C_v = 24,13\%$), ширина основания побега ($C_v = 22,11\%$); сильноварьирующими – ДЧ ($C_v = 32,86\%$), количество междоузлий ($C_v = 28,16\%$), количество жилок второго порядка ($C_v = 32,34\%$), количество листьев ($C_v = 58,56\%$), ширина побега под верхушечной почкой ($C_v = 35,71\%$), длина побега ($C_v = 46,65\%$).

Морфологические признаки листьев вида *Euonymus latifolia* (L.) Mill. по уровню изменчивости авторами разделены на три группы: слабоварьирующие – количество жилок второго порядка ($C_v = 14,53\%$), ДЛП ($C_v = 18,03\%$), ШЛП ($C_v = 15,17\%$), количество междоузлий ($C_v = 19,03\%$), количество листьев ($C_v = 19,77\%$); средневарьирующие – ширина побега под верхушечной почкой ($C_v = 20,13\%$), ширина основания побега ($C_v = 23,42\%$); сильноварьирующие – длина побега ($C_v = 41,86\%$), ДЧ ($C_v = 25,42\%$).

А. В. Локтева (2009) изучала изменчивость черемухи кистевой *Radus avium* Mill. трех популяций – Шебалинской, Новосибирской и Чемальской. Установлено, что повышенный и высокий уровни изменчивости характерны для признака «диаметр черешка» ($C_v = 29,6\text{--}39,4\%$). Наименее вариабельными признаками с низким и средним уровнями изменчивости являются признаки «длина листовой пластинки» и «ширина листовой пластинки». При этом ДЛП

растений Чемальской популяции имеет самый низкий уровень изменчивости – 10,2 %, в двух других популяциях – 12,5 %. Самая низкая вариабельность признака ШЛП (12,5 %) характерна для Новосибирской популяции, в Чемальской и Щебалинской $C_v = 14,5$ и 13,8 % соответственно.

По данным Н. Ф. Фазиловой (2012), морфометрические показатели листьев каштана конского *Aesculus hippocastanum* L. в условиях Узбекистана, а именно: длина и ширина листьев, длина черешка, число жилок слева и справа – имеют очень низкий уровень изменчивости ($C_v < 7$ %). Исключение составляет параметр «число зубчиков»: коэффициент вариации $C_v = 29,2$ %, что соответствует повышенному уровню по шкале С. А. Мамаева (1970).

К. В. Кардашевская с соавт. (К. В. Кардашевская, В. Е. Кардашевская, Алексеева, 2020) изучали изменчивость вегетативных и генеративных признаков многолетнего злака *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link. Авторы отмечают, что растения данного вида, произрастающие в Намском районе Республики Саха (Якутия), обладают большей изменчивостью вегетативных признаков, чем генеративных. Установлено, что в группы с высоким и очень высоким уровнями изменчивости вошли такие признаки, как длина флагового листа, ширина листовой пластинки первого и третьего листьев. Коэффициент вариации доходит до 80 %. Повышенный уровень изменчивости характерен для длины листовой пластинки четвертого листа и листового влагалища первого листа. Длина листовых пластинок, ширина четвертого и флагового листьев имеют средний уровень изменчивости.

Е. В. Пикалова и И. П. Стецук (2013) рассматривали внутривидовую изменчивость признаков вегетативных и генеративных органов амброзии трехраздельной *Ambrosia trifida* L., произрастающей в условиях г. Оренбурга и республики Башкортостан. Установлено, что во всех исследуемых ценопопуляциях на всех стадиях онтогенеза изменчивость вегетативных признаков характеризуется уровнями от очень низкого до очень высокого, генеративных же – от среднего до очень высокого. Авторы отмечают, что более высокие значения коэффициента вариации характерны для морфометрических

параметров растений в республике Башкортостан. Также установлено, что длина и ширина листовой пластинки *Ambrosia trifida* L. имеют очень высокий уровень изменчивости у проростков во всех исследуемых ЦП.

По данным О. Е. Валуйских и Л. В. Тетерюк (2014), большинство признаков вегетативной сферы кокушника комарникового *Gymnadenia conopsea* (L.) R. BR., произрастающего на известняках Тимана, обладают повышенным и высоким уровнями изменчивости: число цветков ($C_v = 37,5 \%$), ширина листа ($C_v = 35,3 \%$), длина соцветия ($C_v = 34,9 \%$), соотношение длины листа к ширине листа ($C_v = 33,2 \%$), плотность соцветия ($C_v = 29,3 \%$), высота побега ($C_v = 28,7 \%$), длина листа ($C_v = 27,2 \%$), число листьев ($C_v = 21,3 \%$).

Ряд авторов рассматривает изменчивость морфологических признаков листьев растений в градиенте изменения климата. Так, Б. М. Магомедова (2019) отмечает относительную изменчивость параметров листа каркаса кавказского *Celtis caucasica* Willd. вдоль климатических градиентов и объясняет это адаптацией растения к условиям среды. Автор проводила исследования данного вида на трех высотных уровнях в Республике Дагестан. Отмечено, что такие признаки, как длина черешка, общая длина листа, длина и ширина листовой пластинки, обладают средним уровнем изменчивости, а признак «индекс формы» характеризуется низким уровнем варьирования. Значительное влияние на изменчивость признаков, за исключением индекса формы, оказали экологические условия: изменчивость признаков была выше на тех высотных уровнях, где были более благоприятные условия для произрастания каркаса кавказского *Celtis caucasica* Willd.

В градиенте изменения климатических условий проводилась оценка изменчивости морфологических параметров листьев ольхи пушистой *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr., произрастающей в Сибири и на Дальнем Востоке России (Банаев, 1996). Установлено, что длина листовой пластинки характеризуется низким или средним уровнем изменчивости, при этом некоторое повышение коэффициента вариации данного признака (до 17 %) отмечается в Хабаровском и Приморском краях. Изменчивость параметра «ширина листовой

пластинки» выше в юго-восточной части ареала ($C_v = 14\text{--}17\%$). Автором не установлено закономерности варьирования листового коэффициента (ШЛП/ДЛП) в географическом градиенте, для данного параметра характерен низкий уровень изменчивости на всех территориях исследования. Признак «длина черешка» характеризуется средним уровнем варьирования (C_v около 15%). Повышение коэффициента вариации до 17–20% отмечается в некоторых популяциях Приморья, Хабаровского края и на Сахалине. Варьирование признака «расстояние от основания листовой пластинки до самой широкой части» отмечается на низком и среднем уровнях. Увеличение изменчивости отмечается в восточной части ареала.

Т. М. Гнеушева с соавт. (Гнеушева, Кожевников, Крутов, 2012) изучали ценопопуляции дуба черешчатого *Quercus robur* L. в Ашинском лесничестве Челябинской области, а также на Кавказе, в Поволжье и Предуралье. Установлено, что признак «длина листа» в ашинской краеареальной ценопопуляции дуба имеет низкий уровень варьирования ($C_v = 12\%$), за исключением насаждений на севере, северо-западе г. Аши и в пойме р. Ук. На данных участках длина листьев варьирует на повышенном ($C_v = 21,2\%$) и среднем уровнях изменчивости ($C_v = 5,5\%$). По признаку «ширина листа» отличается северный фрагмент ашинской популяции, где уровень варьирования признака повышенный. На остальных участках исследования в Ашинском лесничестве данный признак характеризуется очень низким ($C_v = 6,2\%$), низким ($C_v = 7,8\%$) и средним ($C_v = 12,2\text{--}18,0\%$) уровнями изменчивости. Авторы отмечают, что если проводить сравнение географической изменчивости параметров «длина листа» и «ширина листа», то данные признаки отличаются очень низким и низким уровнями изменчивости у деревьев *Quercus robur* L. Приволжской, Новороссийской, Кубанской, Эльбрусской, Дагестанской ценопопуляций, а также ЦП Низменного Заволжья и Высокого Заволжья. Для Аскинской и Бузулукской ценопопуляций для дуба черешчатого *Quercus robur* L. характерен средний ($C_v = 17,1$ и $15,1\%$ соответственно) уровень варьирования

признака по длине листьев и повышенный ($C_v = 21,1$ и $21,4$ % соответственно) уровень варьирования по ширине листьев.

Д. А. Халиуллин с соавт. (Халиуллин, Ишмуратова, Ишбирдин, 2021) проводили сравнительный анализ изменчивости морфологических признаков близкородственных видов: валерианы лекарственной *Valeriana officinalis* L. и валерианы очереднолистной *V. alternifolia* (Bunge) Ledeb., произрастающих на территории Южного Урала и Центральной Якутии соответственно. Авторы отмечают, что для обоих видов для большинства признаков характерен повышенный уровень изменчивости. Так, признаки «длина листа» и «ширина листа» имеют коэффициент вариации у вида *Valeriana officinalis* L. 31 и 39 %, а у вида *V. alternifolia* (Bunge) Ledeb. 25 и 28 % соответственно. Индекс доли листа, длина доли листа характеризуются повышенным уровнем варьирования у валерианы лекарственной и средним – у валерианы очереднолистной. У обоих видов установлен очень высокий уровень варьирования среднего числа зубчиков на доле.

А. В. Климов (2009) рассматривал изменчивость морфологических признаков листьев тополя *Populus laurifolia* Ledeb., растущего в пойме реки Средняя Маганакова (Кузнецкий Алатау). Автор провел сравнение обнаруженных двух форм тополя, произрастающих в данной субпопуляции, – белокорой и серокорой, которые отличаются по показателям некоторых морфометрических параметров листа. Установлено, что признаки морфоструктуры листа в пределах изученной субпопуляции в большинстве случаев имеют средний уровень изменчивости ($C_v = 13,3$ – $18,4$ %). На повышенном уровне варьируют длина черешка, отношение длины черешка к длине листовой пластинки и угол между главной жилкой и основанием листовой пластинки. Наименьшей изменчивостью характеризуются коэффициент асимметрии листовой пластинки, листовой коэффициент, отношение расстояния от основания листовой пластинки до самой широкой ее части к длине листовой пластинки. В сравнении двух форм тополя автор отмечает, что листовой коэффициент у серокорых форм имеет очень низкий

уровень варьирования, C_v % практически в 2 раза меньше, чем у белокорых форм по данному показателю.

С. Д. Абдуллаева с соавт. (Абдуллаева, Асадулаев, Алиев, 2008) давали оценку изменчивости количественных признаков листьев малины обыкновенной *Rubus idaeus* L. популяции Карахского леса Чародинского района РД. Авторы исследовали растения из четырех выборок, взятых с территорий, отличающихся различной высотой над уровнем моря. Установлено, что средним уровнем изменчивости характеризуются длина черешка (за исключением данных на высоте 2127 м – $C_v = 8,4$ %), индекс отношения длины листа к длине черешка (за исключением данных на высоте 2315 м – $C_v = 10$ %); низким уровнем – ширина листа (за исключением данных на высоте 2127 м – $C_v = 13,1$ %), индекс отношения длины листа к ширине листа. Уровень изменчивости длины листа колеблется в пределах 6,7–18,9 %, длины верхнего листочка – 7,7–16,3 %, ширины верхнего листочка – 25,6–34,2 %.

Б. В. Прошкин и А. В. Климов (2019) анализировали изменчивость признаков гибрида тополя сибирского *Populus × sibirica* из зеленых насаждений г. Новосибирска, г. Новокузнецка и г. Бердска. Установлено, что вариабельность большинства признаков растений всех исследуемых территорий очень низкая и низкая (длина и ширина листовой пластинки, расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием). Изменчивость признака «длина черешка» варьирует на среднем уровне ($C_v = 11,87$ – $15,07$ %).

Таким образом, исследования уровня изменчивости морфологических признаков вегетативных и генеративных органов растительных организмов широко описаны в литературе и носят систематический характер.

1.4 Индикаторные группы морфологических признаков

По мнению Н. С. Ростовской (2002), существуют закономерности в характере изменения определенных признаков в зависимости от влияния внешних факторов. Это обстоятельство позволяет использовать морфологические признаки растений в качестве системных индикаторов. Н. С. Ростова (2002)

условно выделяет четыре группы индикаторов по особенностям согласованной и общей изменчивости: эколого-биологические, биологические, генотипические, экологические. На изменчивость данных признаков оказывают влияние преимущественно внешние факторы. Согласованность варьирования признаков одной группы с изменениями других признаков мала.

Однако не всегда при изучении изменчивости выделяются все четыре группы индикаторных признаков. Так, Н. Н. Ермолаева с соавт. (Особенности межпопуляционной изменчивости *Delphinium pubiflorum* ((DC) Turcz. Ex Huth) ... , 2017) в структуре изменчивости ряда морфологических параметров *Delphinium pubiflorum* (DC.) Turcz. ex Huth, являющегося редким видом на территории Саратовской области, выделили только три группы индикаторных признаков: эколого-биологические – ширина, длина, высота цветка, длина междоузлия; генотипические – ширина куста, длина побега, длина чашелистика, толщина листовой пластинки, количество генеративных побегов, количество цветков на генеративном побеге; экологические – диаметр стебля в середине междоузлия, высота растения, длина и ширина листа, количество листьев на генеративном побеге, длина шпорца, ширина чашелистика.

Для *Orchis militaris* L. в условиях степной зоны Башкирского Зауралья также выявлено только три группы индикаторов (Шамигулова, 2012). Ни один признак не попал в группу экологических индикаторов. Генотипическими индикаторами являются признаки число листьев, длина первого листа; биологическими – ширина первого листа, высота побега, длина и ширина второго листа. Эколого-биологическими индикаторами выступают число цветков в соцветии и длина соцветия.

Изучая ценопопуляции (ЦП) *Delphinium litwinowii* Sambuk из заповедной зоны в Пензенской области и территорий памятников природы в Тамбовской и Воронежской областях, А. В. Богослов с соавт. (Виталитетная структура и онтогенетическая стратегия *Delphinium litwinowii* (Ranunculaceae), 2019) установили, что в структуре изменчивости морфологических признаков данных ЦП выделяются только экологические, биологические и генотипические

системные индикаторы. В первую группу входит только один признак – число генеративных побегов. Ко второй группе относятся следующие признаки: высота растения, длина генеративного побега, диаметр стебля в середине третьего снизу междоузлия, число цветков в соцветии, длина соцветия, число паракладиев первого порядка, длина наиболее развитого паракладия, длина листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти, ширина листовой пластины, ширина основания центральной доли, максимальная ширина средней лопасти, длина черешка, ширина черешка. В третью группу попали следующие признаки: диаметр куста, число листьев на побеге, длина междоузлия, длина чашелистика, ширина чашелистика, длина шпорца, ширина шпорца, длина нерасчлененной части листовой пластины, ширина основания средней лопасти, длина прицветника, ширина прицветника, длина прицветничка, ширина прицветничка, длина цветоножки.

У видов *Cypripedium guttatum* и *Cypripedium calceolus*, произрастающих на территории Башгосзаповедника и сопредельных территориях, к таксономическим индикаторам отнесены число жилок на листе и число листьев на побеге; к биологическим – длина листьев, ширина листьев; к эколого-биологическим индикаторам – длина и ширина брактей (Набиуллин, 2008).

При изучении *Cypripedium calceolus* L. на выходах известняковых пород по склонам долины р. Вятка выявлены все четыре группы индикаторов: эколого-биологический – высота побега; экологический – число цветков; биологические – длина листа, ширина листа, число жилок; генетические – число листьев и параметры цветка (Егорова, Сулейманова, 2019в).

Среди морфологических признаков *Inula britannica* L., изученных при влиянии на ценопопуляции многих факторов, в особенности фактора увлажнения и пастбищной дигрессии, установлено, что эколого-биологическими индикаторами являются признаки количество листьев и количество язычковых цветков в корзинке. Биологическими индикаторами являются диаметр корзинок и высота побега. В качестве генетического индикатора дифференцированы такие

признаки, как ширина и длина листа, к экологическому индикатору отнесли количество корзинок (Локьяева, Тамахина, 2017).

Для *Valeriana wolgensis* Kazak. в условиях Южно-Уральского государственного природного заповедника определены в качестве эколого-биологических индикаторов диаметр и высота соцветия; биологических – длина репродуктивного побега, ширина и длина листа срединной формации, ширина и длина долей срединной формации (Сулейманова, 2013). В качестве экологического индикатора выступает признак – число вегетативных побегов. К генотипическим индикаторам отнесены признаки: число листьев, число соцветий второго порядка, число боковых паракладиев.

Таким образом, структура изменчивости морфологических признаков растений разнообразна. Не всегда один и тот же признак у разных видов растений попадает в одну и ту же индикаторную группу адаптивной изменчивости. Большинство авторов выделенные индикаторы используют для оценки состояния ценопопуляций. Экологические и эколого-биологические индикаторы в большей степени характеризуют влияние факторов окружающей среды. Тем не менее более полная оценка может быть дана лишь при анализе всех групп индикаторных признаков.

1.5 Онтогенетические тактики и онтогенетические стратегии

Изучая направления изменения уровня варьирования морфологических признаков растений (онтогенетические тактики) и характер изменения целостности морфологической структуры (онтогенетические стратегии) на экоклине, возможно выяснить степень влияния различных факторов окружающей среды на формирование морфологических структур растительных объектов.

1.5.1 Онтогенетические тактики

В структуре растительного организма могут присутствовать признаки, которым свойственны различные типы онтогенетических тактик, как чистых (конвергентная, дивергентная, стабилизации, неопределенной изменчивости), так

и комбинированных (конвергентно-дивергентная, дивергентно-конвергентная) (Злобин, 1989, 2009; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004б).

Так, характерными типами онтогенетических тактик для *O. palustris*, исследуемого на разных типах болотных фитоценозов таежной зоны в условиях фитоценотического и гидрологического стресса, являются комбинированные типы – конвергентно-дивергентная и дивергентно-конвергентная (Егорова, 2019а). Первая характеризуется первоначальным снижением изменчивости признаков при ухудшении условий обитания, а затем повышением уровня изменчивости параметров. Для дивергентно-конвергентной тактики, напротив, характерно первоначальное увеличение изменчивости признаков при ухудшении условий, а затем снижение уровня изменчивости.

М. М. Ишмуратова (2004) изучала онтогенетические тактики *Rhodiola iremelica* в градиенте комплексного фактора, который включает влияние высоты над уровнем моря, положения в градиентах север – юг и восток – запад, экологических условий биотопа. В ряду ухудшения условий произрастания изменчивость таких признаков, как число устьиц и устьичный показатель нижнего эпидермиса, проявляет дивергентную тактику. Дивергентно-конвергентная тактика отмечается для признаков длина и ширина листьев. Конвергентно-дивергентную тактику проявляет изменчивость числа листьев на побеге, высота побега. Тактика неопределенного варьирования изменчивости свойственна параметру индекса клеток нижнего эпидермиса.

Для произрастающего на территории Башкирского государственного заповедника *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. в градиенте ухудшения условий роста выделены конвергентная (длина и ширина второго листа, число листьев) и дивергентная (число бутонов, длина соцветия, высота побега) тактики (Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005).

А. И. Федоровой (2014) в градиенте ухудшения экологических условий (увлажнение и богатство-засоленность почв) для видов злаков *Alopecurus arundinaceus* (Poir), *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. были показаны тактики дивергенции и конвергенции. Так,

например, для таких признаков, как длина верхнего междоузлия, длина третьего листа, длина соцветия, у *Alopecurus arundinaceus* (Poir) и *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. определена дивергентная тактика, а у *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern эту тактику проявляет изменчивость длины нижней веточки в соцветии и изменчивость числа листьев. В то же время для признака «число листьев» у *Alopecurus arundinaceus* (Poir) установлена не дивергентная, а конвергентная тактика.

В ходе исследования морфометрических параметров злака *Setaria glauca* (L.) P. Beauv. на экологическом градиенте, который был установлен по ранжированию индексов виталитета ценопопуляций, для большинства признаков выявлена дивергентная тактика (например, высота растения, длина колоса, длина и ширина листовой пластинки 1, 2 и 3-го листа, число пазушных побегов) (Сафаргалина, 2013). Для признаков «генеративное усилие» определена конвергентная онтогенетическая тактика, число междоузлий – неопределенная.

В условиях полиметаллического загрязнения большинство морфометрических признаков *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud проявляют конвергентную тактику. Для признаков «высота побега» и «длина листового влагалища» установлена конвергентно-дивергентная тактика, а для ширины соцветия, длины листа и метамеров – дивергентная онтогенетическая тактика (Куянцева, Чащина, Андреева, 2014).

О. В. Пушкарёва (2011) проводила анализ морфологической структуры *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. на Южном Урале. Определено, что в градиенте ухудшения условий роста (освещенность, влажность и кислотность почв) для всех исследуемых признаков отмечается уменьшение уровня варьирования параметра, кроме признака «длина третьего листа», для которого определен комбинированный тип онтогенетической тактики – конвергентно-дивергентный.

У ценопопуляции (ЦП) вида *Orchis militaris* L., изученного в степной зоне Башкирского Зауралья с 2006 по 2010 гг., по ряду лет происходит изменение соотношений разных моделей онтогенетических тактик и их числа. Однако

автором не выявлено закономерностей влияния климатических факторов на соотношение разных типов тактик (Шамигулова, 2012).

1.5.2 Онтогенетические стратегии

Под стратегиями видов А. Р. Ишбирдин с соавт. (Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005) понимают комплексы адаптаций, возникающие в результате естественного отбора и отражающие общее приспособление видов к факторам окружающей среды.

По мнению Ю. А. Злобина (1989), изменчивость состоит из двух составляющих (компонент) – стрессовой и защитной. Стрессовая компонента проявляется дезинтеграцией морфологической структуры особей. Защитная компонента включает изменения морфоструктуры адаптивного характера, направленные на сохранение целостности организма при усилении негативного воздействия факторов окружающей среды. На основе этих двух компонент выделяют четыре типа реакций организма на стресс (онтогенетических стратегий) (Злобин, 1989):

- 1) защитная (с нарастанием стресса усиливается координация развития растений);
- 2) стрессовая (с нарастанием стресса координация развития растений ослабляется);
- 3) защитно-стрессовая (с нарастанием стресса координированность развития сначала усиливается, затем ослабляется);
- 4) стрессово-защитная (с нарастанием стресса координированность развития сначала снижается, затем усиливается).

Анализ литературы показывает, что для разных видов растений характерны различные онтогенетические стратегии. Виды, обитающие в сходных экологических условиях, проявляют разные онтогенетические стратегии. Например, для трех доминирующих видов злаков прибрежно-водной растительности Лено-Виллойского междуречья определены три разных типа онтогенетических стратегий. В ответ на ухудшение условий обитания ЦП

Alopecurus arundinaceus (Poir) проявляет стрессово-защитную стратегию, ЦП *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern – защитную, а ЦП *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. – защитно-стрессовую онтогенетическую стратегию (Федорова, 2014, 2019). Стрессово-защитный тип отмечен и для однолетнего злака *Setaria glauca* (L.) P. Beauv.: снижение жизнеспособности ЦП приводит к морфологической дезинтеграции, которая при дальнейшем ухудшении условий преодолевается (Сафаргалина, 2013).

Онтогенетические стратегии различаются у видов в пределах одного семейства. Для видов семейства Лютиковые Ranunculaceae выявлены разные типы смешанных стратегий. Так, при нарастании стресса для ЦП *Delphinium litwinowii* Sambuk отмечен стрессово-защитный тип онтогенетической стратегии (Виталитетная структура и онтогенетическая стратегия *Delphinium litwinowii* (Ranunculaceae), 2019), а для ЦП *Delphinium pubiflorum* (DC.) Turcz. ex. Nuth – защитно-стрессовый (Онтогенетическая структура и жизненные стратегии ценопопуляций *Delphinium pubiflorum*, 2018).

Для кустарничков семейства Вересковые Ericaceae определены следующие онтогенетические стратегии: *Vaccinium myrtillus* L., произрастающий в южно-таежной подзоне Кировской области, на экологическом градиенте, выстроенном по уменьшению коэффициента жизнеспособности ЦП (IVC), проявляет стрессовый тип реакции на ухудшение условий обитания (Егорова, 2019б); *Oxycoccus palustris* Pers., исследованный в болотных фитоценозах таежной зоны Кировской области, проявляет защитно-стрессовую онтогенетическую стратегию (Егорова, 2019а).

Таким образом, для каждого вида растений характерен свой тип онтогенетической стратегии. При этом можно выявить ряд закономерностей. Установлено, что многие виды семейства Орхидные *Orchidaceae* Juss. чаще проявляют стрессово-защитную онтогенетическую стратегию. Данный тип выявлен для видов *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. (Пушкарёва, 2011), *Cephalanthera rubra* (Ишбирдин, Ишмуратова, 2009; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005), *Platanthera bifolia* (Орхидеи Башкирского заповедника

и сопредельных территорий, 2010), *Cypripedium calceolus* L. (Егорова, Сулейманова, 2019в). Стрессовый тип отмечен для *Orchis militaris* L. – редкого вида сем. Orchidaceae, произрастающего в степной зоне Башкирского Зауралья (Шамигулова, 2012), а также для *Cypripedium guttatum* сем. Orchidaceae, изучаемого на территории Башкирского государственного природного заповедника и сопредельных территориях (Набиуллин, 2008).

Л. Х. Тхазаплизева и В. А. Чадаева (2012) исследовали онтогенетические стратегии 11 видов луковичных многолетников на территории Кабардино-Балкарской Республики в разных эколого-ценотических условиях (высота над уровнем моря, характер субстрата, уровень межвидовой и внутривидовой конкуренции, степень инсоляции и антропогенного давления). В градиенте усиления влияния комплексного эколого-ценотического фактора для большинства видов выявлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия: *Galanthus angustifolius* G. Koss. и *G. lagodechianus* Kem.-Nath. (градиент внутривидовой конкуренции), *Fritillaria latifolia* Wild. (градиент межвидовой конкуренции), *Lloydia serotina* (L.) (антропогенное давление, задержание почвы), *Allium victorialis* L. (затенение, антропогенное давление и внутривидовая конкуренция в комплексе), *A. saxatile* Vieb. (градиент конкуренции внутри вида при ограниченности субстрата), *A. ursinum* L. (*Alliaceae* J. Agardh) (сильное антропогенное давление в сочетании с локальной перенаселенностью).

Немало работ посвящено изучению типов онтогенетических стратегий многолетних травянистых растений. Защитная онтогенетическая стратегия определена для *Atriplex patula* L. в градиенте ухудшения экологических условий, установленных по *IVC* (Сафаргалина, Хусаинова, Ишбирдин, 2011). Защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия отмечена для ЦП *Medicago falcate* L., произрастающих в окружении г. Якутска (Атласова, 2014). Для *Inula britannica* L. в условиях загрязнения субстрата и снижения увлажнения также характерна защитно-стрессовая стратегия (Локьяева, Тамахина, 2017). Для *Rhodiola iremelica* Boriss., изучаемой на Южном Урале, выявлен стрессово-защитный тип стратегии (Ишмуратова, 2004), а для ЦП *Convallaria majalis* L., исследуемых в эколого-

фитоценологических условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов Кировской области, определена стрессовая стратегия (Сулейманова, Егошина, 2018).

Таким образом, разнообразие форм изменения variability признаков является отражением индивидуально-физиологического аппарата растений, позволяет поддерживать вид в оптимальном состоянии для данных эколого-ценологических условий. Универсальной для растений является стратегия защиты, благодаря которой компенсируется неблагоприятное воздействие факторов окружающей среды и происходит адаптация в условиях стресса.

Глава 2. Материалы 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 биологических систем на экологические факторы и оценить сочетанное действие неблагоприятных погодных условий и техногенной трансформации почвы на морфологические признаки листа *B. pendula*.

2.1 Эколого-биологическая характеристика *Betula pendula* Roth

Береза повислая (*Betula pendula* Roth, 1788), семейство березовые (*Betulaceae* S. F. Gray), род береза (*Betula* L.) (Конспект флоры Свердловской области ... , 2018).

Дерево высотой до 25–35 м и диаметром 0,6–0,9 м. Ствол ровный, прямой, малосбежистый у деревьев, произрастающих в насаждениях, и сильносбежистый у деревьев при редком стоянии. Кора ствола с желтовато-коричневым оттенком, тонкая, гладкая у молодых деревьев возрастом до 10 лет. Позднее развивается береста – белый пробковый слой, который с возрастом становится грубее и толще, с черными трещинами в нижней части ствола и с темными продольно-коническими или продольными трещинами в верхней части ствола. Ветвление симподиальное. Побеги двух типов – укороченные и удлиненные. Поросли и побеги молодых деревьев покрыты железистыми бородавками. Крона дерева яйцевидно-коническая, широкая, сильноразветвленная, в облиственном состоянии пропускает много света (Станко, Горбачева, 2010).

Листья до 7 см длиной, бывают треугольные или яйцевидные с длинной заостренной верхушкой, по краю неглубоко лопастные и зубчатые (Определитель сосудистых растений Среднего Урала, 1994).

Развитие и рост листа березы повислой *B. pendula* проходит несколько этапов. Первый этап – внутривершинная фаза – начинается с мая предыдущего года и заканчивается в мае текущего вегетационного сезона, когда происходит активный органогенез – формируются эмбриональные листочки, междуузлия, происходит закладка пазушных почек. Далее наблюдается разворачивание почек и видимый рост побега – фаза внепочечного роста (Николаева, Лери, Веселкова, 2011а, 2011б). После разворачивания почек в побеги весной формируются новые зимующие почки с зачатками побегов будущего года (Николаева, Лери, Веселкова, 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, Jalkanen, Eckstein, 2004).

Период цветения березы совпадает с периодом облиствения. Цветки собраны в сережчатые соцветия. Цветки правильной формы, мелкие, раздельнополюе. Околоцветник у мужских цветков одно- или двулистный, простой. Тычинок две – четыре с раздвоенными пыльниками. Мужские цветки на коротких цветоножках, расположены по три в дихазии в пазухах красно-бурых кроющих чешуй. У женских цветков околоцветник отсутствует. Цветки с двумя брактелями, сросшимися трехлопастной кроющей чешуей. Собраны по пять в дихазии. Гинецей из двух сросшихся плодолистиков. Завязь нижняя с одним семязачатком. Форма сережек узкоцилиндрическая. Мужские свисают на концах удлиненных побегов прошлого года по 2–4 штуки, женские – на концах укороченных побегов, стоящие, очень тонкие (Булыгин, 1991).

Плодоносит обильно каждый год. Плоды – крылатые семянки – имеют два больших светлых пленчатых крылышка. Длина семянка до 3,5 мм, ширина до 2,5 мм. Форма семянка продолговато-эллиптическая, цвет темно-желтый. Длина плодовых чешуек до 5,1 мм, ширина до 4,3 мм. Плодовые чешуйки бурые с зеленоватым оттенком, по краю – реснитчатые, сверху – коротковолосистые. Боковые лопасти длиннее, чем средняя лопасть, округлые, загнуты вниз. Средняя

лопасть овально-треугольная (Булыгин, 1991; Абаимов, 2009; Определитель сосудистых растений Среднего Урала, 1994; Попова, Попов, Харахонова, 2021).

B. pendula относится к растениям с широким ареалом обитания, распространена на огромных территориях, в разных природных зонах. Из всех видов берез имеет наибольший ареал обитания. Произрастает в Северной Африке, Передней и Центральной Азии, Европе. Распространена в европейской части России, в Крыму, на Алтае, Кавказе. Особенно обширный ареал – в Западно-Сибирской лесостепи (Булыгин, 1991).

B. pendula легко переносит заморозки, зимостойка. В очень сильные морозы мужские сережки, которые зимуют голыми, могут повреждаться, что приводит к обильному образованию партенокарпических плодов вследствие недостаточного опыления (Абаимов, 2009). *B. pendula* может расти на каменистых почвах, проточных болотах, бедных песчаных почвах. К почвенным условиям нетребовательна, но лучше растет на легкосуглинистых и супесчаных почвах. В лесах выступает почвоулучшающей породой. Светолюбива, несолеустойчива, достаточно засухоустойчива (типичный мезофит) (Попова, Попов, Харахонова, 2021).

2.2 Методика сбора и камеральной обработки материала

Биологический материал был собран в летний период (в середине июля) 2016–2019 гг. в пяти фитоценозах, произрастающих в пределах Притагильской зоны Среднего Урала (60° в.д., 58° с.ш., таежная географическая зона, подзона южной тайги). Исследуемые участки характеризуется различным уровнем техногенной трансформации окружающей среды, связанной с загрязнением почвы тяжелыми металлами (подробное описание участков см. гл. 3).

Листья отбирали в четвертой декаде июля после остановки роста с учетом отсутствия признаков заболеваний и повреждений. При сборе листьев на протяжении всего периода исследования использованы единые методические подходы. Полевой материал отбирали с деревьев, находящихся в средневозрастном онтогенетическом состоянии, в пределах нижней части

кроны, на уровне поднятой руки, с веток, максимально доступных, расположенных с четырех сторон света (Здоровье среды: методика оценки ... , 2000). Для анализа листья отбирали с укороченных побегов (брахибластов), расположенных на удлиненных побегах предыдущего года. Ежегодно на каждом участке собирали по 10 листьев с 20 деревьев. Объем выборки – 4000 листьев.

Листья, собранные с одного растения, связывали за черешки ниткой и сопровождали этикеткой с указанием места сбора и номера дерева. Пробы с одной территории помещали в полиэтиленовый пакет. Затем листья фиксировали методом гербаризации. Каждый лист сопровождали указанием его порядкового номера, номера дерева и названия территории. Метод гербаризации дает меньшее расхождение в значениях морфометрических параметров загербаризированных и свежесобранных листьев, в отличие от метода фиксации листьев березы в спиртовом растворе (Жуйкова, Попова, Мелинг, 2020).

Высушенные листья сканировали с адаксиальной (сторона, обращенная к оси побега, к которому орган прикреплен) стороны на одном многофункциональном устройстве Samsung SCX-3400 при разрешении 1275×1755 пикселей. Измерение морфологических признаков листа выполняли в программе Bio.exe. Полученные числовые значения переводили из пикселей в миллиметры делением на 6.

Измеряли следующие морфологические параметры:

1. Парные (*19 признаков*):
 - длины первых пяти боковых жилок первого порядка с правой и левой стороны листовой пластинки;
 - углы между центральной и первыми пятью боковыми жилками первого порядка с правой и левой сторон;
 - расстояние между концами первых пяти боковых жилок первого порядка с правой и левой стороны;
 - расстояние между основаниями первых пяти боковых жилок первого порядка с правой и левой стороны;
 - ширина половины листовой пластинки (слева и справа).

Ширину половины листовой пластинки измеряли в ее самой широкой части. Учитывая, что листья могут незначительно различаться по форме, измерение ширины в точке перегиба при складывании листа вдвое посчитали бессмысленным.

2. Непарные (5 признаков):

- расстояние от кончика листовой пластинки до ее самой широкой части;
- длина листовой пластинки;
- ширина листовой пластинки (измеряли в самой широкой части);
- длина черешка;
- расстояние от самой широкой части листовой пластинки до ее основания – рассчитывали как разность между длиной листовой пластинки и расстоянием от ее кончика до самой широкой части.

Также анализировали индексы (4 признака):

- индекс формы (ИФ) – рассчитывали как отношение расстояния от верхушки листовой пластинки до самого широкого места листовой пластинки к расстоянию от самого широкого места листовой пластинки до ее основания;
- индекс листовой пластинки (ИЛП) – отношение длины листовой пластинки к ширине листовой пластинки;
- индекс листа (ИЛ) – отношение длины листовой пластинки к длине черешка;
- индекс вытянутости верхушки (ИВВ) – отношение расстояния от кончика до самого широкого места листовой пластинки к длине листовой пластинки.

Объем выборки, включенной в анализ, составил 1250 листьев: в 2016 г. – 500 шт. ($n = 500$: 5 участков \times 10 деревьев \times 10 листьев); 2017–2019 гг. – 250 шт. / год ($n = 250$: 5 участков \times 10 деревьев \times 5 листьев). Всего проведено 58 750 измерений. Все измерения выполнены одним оператором.

2.3 Определение интегрального показателя загрязнения почвы

В таблице (см. глава 3, Таблица 3.6) приведены средние значения концентрации металлов в почве на участках наблюдения, установленные ранее (Жуйкова, Мелинг, Попова, 2022).

В качестве интегрального показателя загрязнения почвы тяжелыми металлами использован индекс суммарной токсической нагрузки (Z , отн. ед.) (Безель, Жуйкова, Позолотина, 1998). Индекс рассчитывали через отношение содержания токсикантов в почве исследуемых участков к региональному фону. Индекс вычисляли по формуле (1):

$$Z = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{C_i}{C_{фон}}, \quad (1)$$

где n – количество химических элементов, включенных в анализ;

C_i – содержание металла в почве на исследуемом участке;

$C_{фон}$ – содержание соответствующего металла на фоновом участке (участок с минимальным содержанием металла в почве).

2.4 Определение степени благоприятности погоды

Для комплексной оценки погодных-климатических условий исследуемых периодов наблюдения использован интегральный показатель – степень благоприятности погоды (СБП) (Жуйкова, Мелинг, Попова, 2022).

Описание погодных условий, характерных для периода исследования (2015, 2016–2020), представлены в главе 3 (см. Таблица 3.1–3.3). Поскольку формирование листа березы повислой *Betula pendula* Roth проходит две стадии, первая из которых начинается в мае предыдущего вегетационного сезона, то в анализ погодных факторов включены данные не только в период сбора материала, но и за предыдущий 2015 год (Жуйкова, Мелинг, Попова, 2022).

Выделение погодных факторов, которые вносят наибольший вклад в изменчивость погоды, осуществлено методом главных компонент. Выявлено, что 50 % факторных нагрузок определяет F1. Более 80,5 % общей дисперсии

условий формирования и развития листа объясняется весенне-летними ГТК, осадками и температурами (май – июль) и зимне-весенними осадками (F1 и F2).

Таким образом, к погодным факторам, оказывающим наибольшее влияние на изменчивость погоды, относятся ГТК июня, июля, сентября ПГ, ГТК мая, июня, июля ТГ; среднемесячное количество осадков июня, июля, октября, декабря ПГ, марта, апреля, мая ТГ, а также сумма осадков с января по май ТГ; среднемесячная температура июля, августа, декабря ПГ, февраля, июня, июля ТГ (Жуйкова, Мелинг, Попова, 2022).

Перевод абсолютных значений вышеперечисленных погодных факторов в баллы осуществлен согласно шкале оценки степени благоприятности гидрометеорологических условий (Таблица 2.1) и представлен в таблице (Таблица 2.2). Основываясь на среднем балле степени благоприятности погоды (СБП), вычисленном для каждого года наблюдения, выстраивается следующий временной градиент, отражающий соответствие погодных условий климатической норме: наименее благоприятный по погодным условиям – 2017 г. (СБП 3,24), наиболее благоприятный – 2019 г. (СБП 4,00).

Таблица 2.1 – Шкала оценки степени благоприятности гидрометеорологических условий

Показатели	Ступени	Балл
ГТК	1,00–1,50	5
	0,70–0,99	4
	0,50–0,69	3
	0,30–0,49	2
	меньше 0,30	1
	1,51–2,00	4
	2,01–3,00	3
	3,01–4,00	2
	больше 4,00	1
Среднемесячное количество осадков	норма осадков и отклонение до 10 мм	5
	отклонение от 11 до 20 мм	4
	отклонение от 21 до 30 мм	3
	отклонение от 31 до 40 мм	2
	более 41 мм	1
Среднемесячная температура	норма и отклонение на 1 °С	5
	отклонение больше 1 °С, но меньше 4 °С	4
	отклонение больше 4 °С, но меньше 8 °С	3
	отклонение больше 8 °С, но меньше 12 °С	2
	отклонение больше 12 °С	1

Таблица 2.2 – Комплексная оценка гидрометеорологических условий исследуемых периодов

Значимые признаки по F1	Норма для г. Нижний Тагил	Значения погодно-климатических факторов				Баллы			
		2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.
ГТК июня ПГ	1,0–1,5*	3,32	0,92	4,03	1,92	2	4	1	4
ГТК июля ПГ	1,0–1,5*	1,77	0,85	1,96	1,14	4	4	4	5
ГТК сент. ПГ	1,0–1,5*	0,06	2,26	0,00	0,61	1	3	1	3
ГТК мая ТГ	1,0–1,5*	0,72	0,15	0,61	0,41	4	1	3	2
ГТК июня ТГ	1,0–1,5*	0,92	4,03	1,92	1,23	4	1	4	5
ГТК июля ТГ	1,0–1,5*	0,85	1,96	1,14	1,80	4	4	5	4
Ос. июня ПГ	89	173,30	42,50	155,60	70,90	1	1	1	4
Ос. июля ПГ	94	96,90	48,10	92,90	66,30	5	1	5	3
Ос. марта ТГ	34	34,10	5,20	40,40	20,50	5	3	5	4
Ос. июля ТГ	94	48,10	92,90	66,30	98,30	1	5	3	5
Ос. окт. ПГ	52	83,60	36,9	22,40	31,20	2	4	3	3
Ос. дек. ПГ	29	35,50	20,20	15,20	14,30	5	5	4	4
Ос. апр. ТГ	41	87,90	22,40	10,00	24,40	1	4	2	4
Ос. мая ТГ	61	24,60	38,30	39,00	41,20	2	3	3	4
Ос. янв. – май ТГ	185	189,60	102,90	119,30	153,40	5	1	1	2
Т. фев. ТГ	-12,7	-4,82	-12,34	-12,66	-12,77	3	5	5	5
Т. июня ТГ	15,4	15,60	13,38	13,09	14,08	5	4	4	4
Т. июля ПГ	17,9	13,94	18,35	15,82	18,83	4	5	4	5
Т. авг. ПГ	15,4	11,72	20,57	15,53	14,11	4	3	5	4
Т. дек. ПГ	-11,9	-8,61	-16,72	-8,03	-11,34	4	3	4	5
Т. июль ТГ	17,9	18,35	15,82	18,83	17,62	5	4	5	5
Средний балл						3,38	3,24	3,43	4,00

Примечание – * – оптимальное значение ГТК, для других показателей указана климатическая норма.

Таким образом, комплексная оценка погодно-климатических условий осуществлена по интегральному показателю СБП, что позволило выстроить градиент благоприятности погодных условий: 2017 – 2016 – 2018 – 2019 гг.

2.5 Определение морфотипов листовой пластинки

Морфологическое разнообразие листовых пластинок связано с их формой по соотношению длины и ширины и расположению наиболее широкой части, а также с формой их основания и верхушки (Лотова, 2001).

Для определения основных форм пластинки листа использованы шаблоны, предложенные в литературе (Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1956; Лотова, 2001). Для промежуточных форм нами вычислены диапазоны значений индекса формы (ИФ) и индекса листовой пластинки (ИЛП) (см. глава 4, Таблица 4.3).

Установлена связь формы основания листовой пластинки с углом между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка, а также между формой верхушки и индексом вытянутости верхушки листовой пластинки. Это позволило дать количественную характеристику формы основания листа по углу отхождения между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка и вытянутости верхушки.

Полученные количественные показатели индекса формы, индекса листовой пластинки, индекса вытянутости верхушки и угла между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой 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 $< 50^\circ$, то форма основания округленно-клиновидная, если $> 50^\circ$, то основание усеченное.

Лист имеет заостренную верхушку при ИВВ $< 0,7$, удлинненно-заостренную – при ИВВ $> 0,7$.

2.6 Оценка групповой изменчивости

Степень изменчивости признаков оценивали на основании значений коэффициента вариации (C_v) и его ошибки (S_{cv}). Для определения уровня изменчивости использовали шкалу 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

Под структурой морфологической изменчивости признаков листовой пластинки понимали координацию признаков в осях общей (коэффициент вариации признака – C_v , %) и согласованной (усредненный по признаку квадрат коэффициента корреляции – R_{ch}^2) изменчивости признаков (Ростова, 2000, 2002). По особенностям соотношения общей и согласованной изменчивости выделены следующие группы признаков:

1) эколого-биологические системные индикаторы – признаки, которые отражают согласованную изменчивость, отличаются высокими значениями коэффициента вариации и коэффициента детерминации;

2) биологические индикаторы – признаки, которые характеризуются высокими показателями коэффициента детерминации и низкими показателями коэффициента вариации. Это ключевые показатели, варьирование которых определяет состояние системы в целом;

3) генотипические (таксономические) индикаторы – признаки, для которых характерны низкие показатели общей и согласованной изменчивости;

4) экологические индикаторы – характеризуются высоким уровнем общей изменчивости и низким уровнем согласованной изменчивости.

График распределения признаков по индикаторным группам строили на основании средних значений коэффициента детерминации (R_{ch}^2) по всем участкам и средних значений коэффициента вариации C_v , % по всем участкам. Координаты линий на графике, по которым выделяли четыре сектора, рассчитывались по формулам (Рисунок 2.1):

$$C_v = (\max - \min) / 2 + \min \quad (2)$$

$$R_{ch}^2 = (\max - \min) / 2 + \min \quad (3)$$

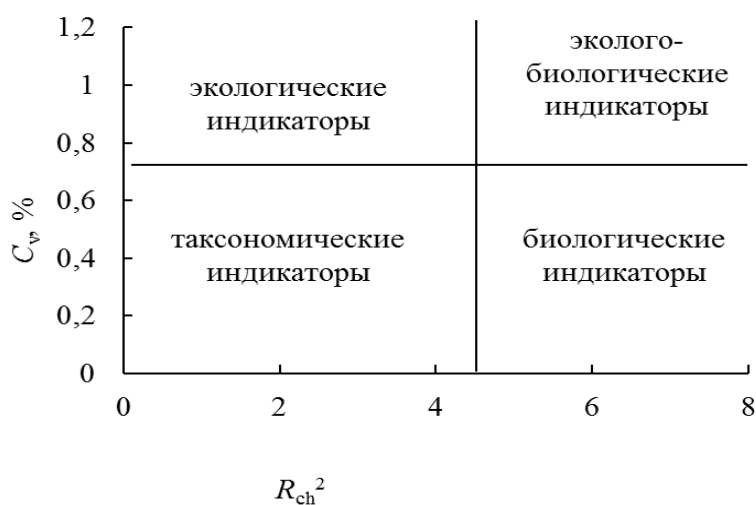


Рисунок 2.1 – Положение индикаторных групп в структуре изменчивости морфологических признаков

2.8 Определение онтогенетических тактик

Онтогенетические тактики определяли по характеру 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 (2004б). Рассматривали шесть типов онтогенетических тактик:

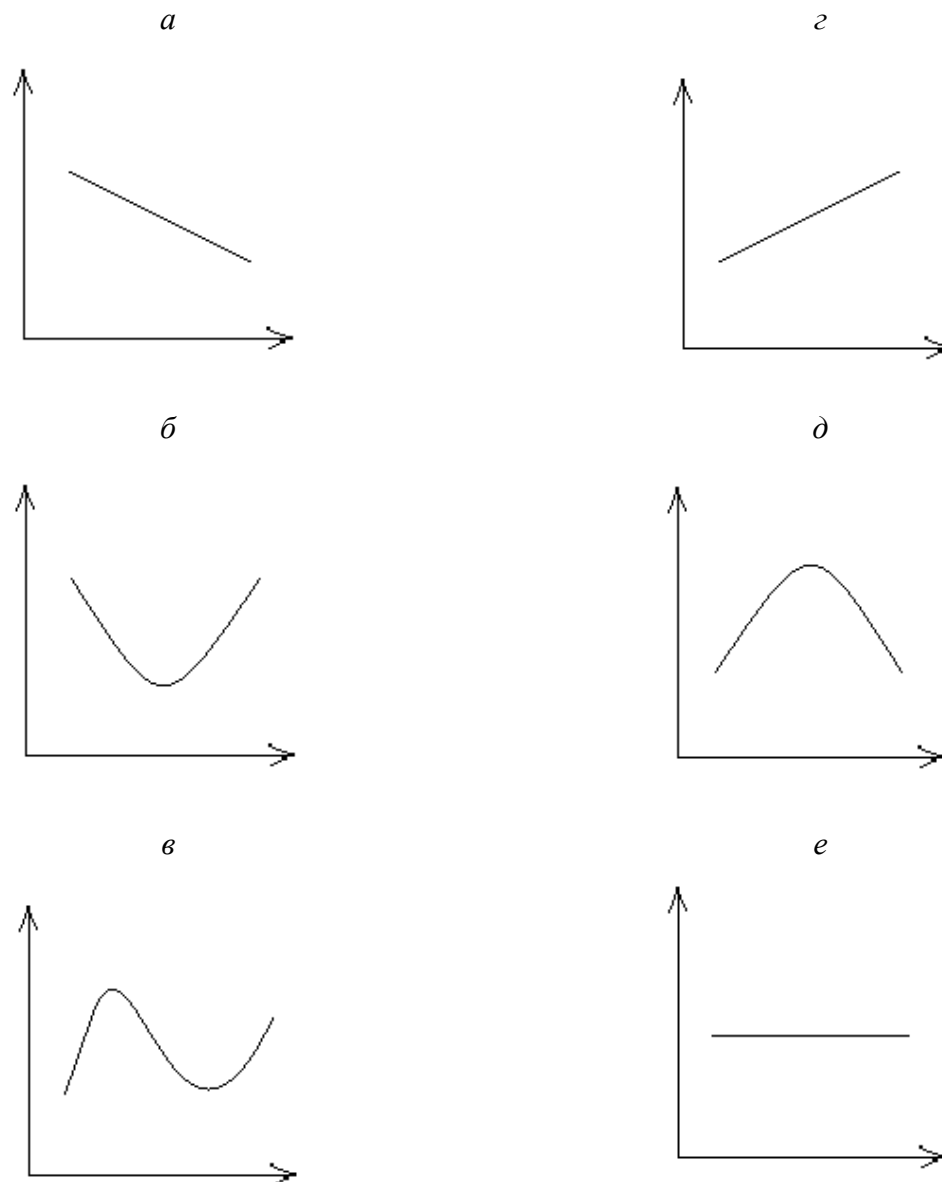


Рисунок 2.2 – Типы онтогенетических тактики:

a – конвергентная, *б* – конвергентно-дивергентная, *в* – неопределенная, *г* – дивергентная,
д – дивергентно-конвергентная, *е* – тактика стабилизации.

По оси абсцисс – коэффициент вариации (C_v), по оси ординат – градиент ухудшения условий

- 1) конвергентная – уровень варьирования параметра уменьшается;
- 2) дивергентная – уровень варьирования признака увеличивается;
- 3) конвергентно-дивергентная – уровень варьирования признака вначале уменьшается, затем возрастает;
- 4) дивергентно-конвергентная – уровень варьирования признака в градиенте ухудшения условий возрастает, а затем снижается;
- 5) тактика неопределенного варьирования – неопределенные изменения амплитуды варьирования признака;
- 6) тактика стабилизации – изменчивость параметра морфогенеза на определенном уровне стабилизируется (Рисунок 2.2).

Подтверждение наличия определенных типов онтогенетических тактик выполнено методом корреляционного анализа зависимости их изменчивости от уровня токсической нагрузки на исследуемых участках.

2.9 Определение онтогенетических стратегий

Онтогенетические стратегии определяли по характеру изменения коэффициента детерминации признаков (R^2_m) в градиентах техногенной трансформации почвы и ухудшения степени благоприятности погоды. Коэффициент детерминации R^2_m рассчитывали как среднее значение квадратов коэффициентов корреляции всех признаков (Ростова, 1999; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005). Рассматривали четыре типа онтогенетических стратегий:

- 1) стрессовая – с нарастанием стресса координация развития растений ослабляется;
- 2) защитная – с нарастанием стресса усиливается координация развития растений;
- 3) стрессово-защитная – с нарастанием стресса координированность развития сначала снижается, затем усиливается;
- 4) защитно-стрессовая – с нарастанием стресса координированность развития сначала усиливается, затем ослабляется (Рисунок 2.3).

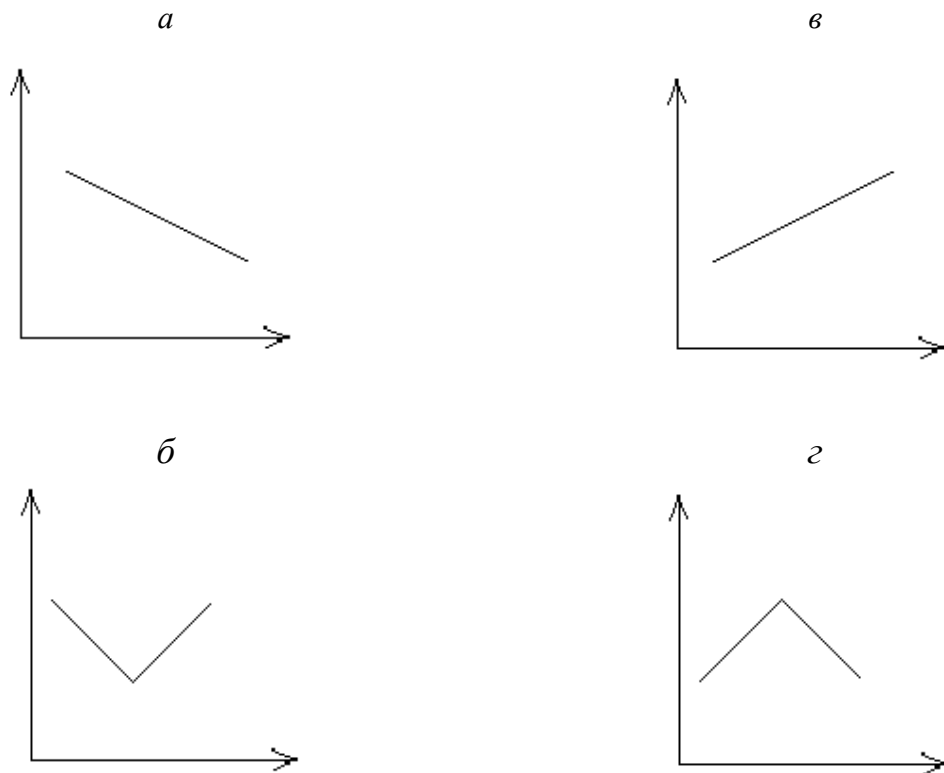


Рисунок 2.3 – Типы онтогенетических стратегий:

a – стрессовая, *б* – стрессово-защитная, *в* – защитная, *г* – защитно-стрессовая.

По оси абсцисс – коэффициент детерминации (R_m^2),
по оси ординат – градиент ухудшения условий

2.10 Статистический анализ результатов

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}).

Для принятия решения об использовании параметрических критериев для анализа данных проведена проверка выборочных распределений на соответствие закону нормального распределения 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 $t_{Ex} = \frac{Ex}{S_{Ex}} > 3$ (Приложение, таблица 1–4). В большинстве случаев распределение данных соответствует закону нормального распределения, что позволяет для анализа данных использовать параметрические методы статистического анализа для независимых переменных. В случае отклонения распределения исследуемых

признаков от закона нормального распределения использовали непараметрический критерий Краскела – Уоллиса (H -критерий).

Выделение морфологических признаков листа, вносящих наибольший вклад в его изменчивость и определяющих форму и размеры листа, выполнено факторным анализом (методы: главных компонент и факторов максимальной вероятности; вращение (поворот): варимаксимальное нормализованное). Разделение листьев с разных участков и в разные годы наблюдения на основании комплекса признаков выполнено каноническим дискриминантным анализом.

Разнообразие морфотипов листовой пластинки оценено индексом Шеннона (H).

Сравнение парных эколого-зависимых признаков с правой и левой сторон листа проведено однофакторным дисперсионным анализом (F -критерий). Влияние экологических факторов (токсической нагрузки и погодных условий) на морфологические признаки и их изменчивость установлено двухфакторным дисперсионным анализом (модель с фиксированными эффектами). Зависимость групповой изменчивости от токсической нагрузки на участках и степени благоприятности погоды оценивали с помощью ранговой корреляции Спирмена (R_s). Для попарных сравнений использован критерий χ^2 . Определение статистической значимости влияния погодных условий вегетационного сезона на эколого-зависимые признаки листа, а также установление различий между деревьями и между листьями выполнено с помощью трех- и многофакторного дисперсионного анализа (модель со смешанными эффектами) с вычислением F -критерия и доли объясненной дисперсии (%).

Оценка межгодовой изменчивости исследуемых морфологических признаков листа выполнена с помощью дискриминантного анализа с вычислением среднего квадрата расстояния Махаланобиса (SMD).

Взаимосвязь между исследуемыми признаками оценивали через коэффициент корреляции (r) и коэффициент детерминации (R^2). Анализ зависимости морфологических признаков листа от погодных факторов – методом множественного регрессионного анализа (пошаговая модель) (R^2).

Статистический анализ данных и построение графиков выполнены в ПСП Statistica v. 13.0 (StatSoft, Inc., 2018) и Microsoft Excel 2007.

Глава 3. Физико-географическая и экологическая характеристика исследуемых территорий

3.1 Физико-географическая характеристика Свердловской области

Изучение изменчивости морфологических параметров листа *Betula pendula* Roth под влиянием экологических факторов проведено на территории г. Нижний Тагил (60° в.д., 58° с.ш.) и его окрестностей – Свердловская обл., таежная географическая зона, подзона южной тайги. Свердловская область расположена на территории Среднего и Северного Урала, а также на равнинах Западной Сибири, которая прилегает с востока. Площадь Свердловской области – 194,2 тыс. км² (1,14 % площади всей Российской Федерации).

Максимальная протяженность территории Свердловской области с севера на юг – около 660 км, с юго-запада на северо-восток – около 560 км. Крайняя северная точка Свердловской области имеет широту $61^{\circ}57'$ и является одной из вершин хребта Поясовый Камень. Крайняя южная точка находится в Артинском районе на границе с Башкирией (широта $56^{\circ}03'$). Самая западная точка Свердловской области имеет долготу $57^{\circ}14'$ и находится в 12 км к западу от поселка Нижняя Ирга в Красноуфимском районе. Крайняя восточная точка области расположена к юго-востоку от деревни Герасимовка Тавдинского района (долгота $66^{\circ}11'$).

Территория Северного Урала – плосковершинные хребты, разделенные глубокими долинами. Наибольшая высота в Свердловской области у гор Конжаковский Камень (высота до 1569 м), Косьвинский Камень (1519 м), Денежкин Камень (1492 м). Средний Урал – низкие лесистые хребты и увалы (высота до 600 м) (Урал и Приуралье, 1968; Прокаев, 1976; Агроклиматические ресурсы Свердловской области ... , 1978; Капустин, Корнев, 1997).

Климатические условия Свердловской области определяются внутриконтинентальным положением, удаленностью от Атлантического океана, влиянием арктических воздушных масс, которые свободно проникают на юг вдоль Уральских гор. Область находится в пределах умеренного пояса, климат на западе

умеренно континентальный (переходный сектор), на востоке – континентальный (Капустин, Корнев. URL: https://geografia-sverd.ucoz.ru/index/geograficheskoe_polozhenie/0-5). Независимо от сезона в Свердловской области преобладают юго-западные и западные ветры. Причиной резкого похолодания в летний период времени являются северо-западные и северные ветры. Зимой южные и юго-западные ветры приносят сухую и холодную погоду (Погода и климат Екатеринбурга и Свердловской области. URL: <https://www.meteonova.ru/klimat/66/Sverdlovskaya%20Oblast/?ysclid=lageon3nlo191819224>).

Количество осадков различно в зависимости от особенностей рельефа и распределено неравномерно. Средняя величина осадков за год в Свердловской области составляет 350–400 мм на юго-востоке и 500 мм на севере, а в горных районах юго-запада превышает 500–600 мм. Примерно 60–70 % осадков приходится на теплый период года (май – сентябрь) (Климат Свердловской области. URL: http://trasa.ru/region/sverdlovskaya_clim.html). Данные климатические условия обуславливают средний период вегетации растений по области, который составляет 130 дней (Природно-климатические условия Свердловской области. URL: <http://www.geographylab.ru/gehens-121-1.html>).

Почвенный покров в Свердловской области разнообразен и представлен 35 генетическими типами почв – от горно-тундровых и подзолистых на севере области до черноземов и черноземно-луговых на юге. Подзолистые и дерново-подзолистые почвы составляют 33,2 % всего почвенного покрова области, темно-серые – 20 %, серые и светло-серые почвы – 13,1 %. На юге и юго-западе Свердловской области встречаются черноземы, в горной части – горно-таежные и горно-тундровые почвы. К поймам рек относятся пойменные переувлажненные почвы (Капустин, Корнев, 2010).

По гранулометрическому составу преобладают глинистые почвы, их площадь в четыре раза больше, чем средне- и легкосуглинистых. На сельскохозяйственных угодьях также распространены тяжелосуглинистые

почвы. Супесчаные и песчаные почвы занимают незначительные площади (Физико-химические свойства почв, 2016).

Около 4 % почвенного покрова Свердловской области представлено почвами с отрицательными характеристиками: засоленными, переувлажненными, солонцеватыми, заболоченными, подверженными водной и ветровой эрозии и т. д. (О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области, 2017, 2018).

На территории Свердловской области отмечается зональное распределение почв, обусловленное на равнинах изменением климата по соотношению тепла и влаги, изменением растительного покрова, а в горной полосе связанное с высотными изменениями климата и рельефа. Помимо этого, распространены интразональные типы почв, образование которых связано с особым режимом увлажнения, в частности, с формированием поверхностных и подземных вод. В горной полосе и предгорьях на формирование почв оказывают влияние такие факторы, как изменение крутизны склонов, состав материнских горных пород и др. На равнинах почвы мощные, почвенный профиль сформирован, в горах характеризуются меньшей мощностью и значительной каменистостью. Почвенный покров области испытывает значительные антропогенные нагрузки, вызывающие его разрушение, а также изменение строения и свойств почв (Капустин, Корнев, 2010).

Основная часть территории Свердловской области – зона тайги. На юго-востоке и юго-западе – лесостепи. Прослеживаются изменения природной зоны в высотном градиенте – от пояса горной тайги до горных тундр и гольцов.

Около 65 % площади Свердловской области занимают леса. На долю сосновых приходится 40,3 % всей лесной площади, ельники составляют 16,3 %, кедровники – 6,2 %, пихтаци – 1,6 %, лиственничники – 0,2 %, березовые – 30 %, осиновые – 4,8 %, широколиственные леса – 0,6 % (Определитель сосудистых растений Среднего Урала, 1994; О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области, 2021).

В составе флоры Свердловской области установлено около 1600 видов дикорастущих сосудистых растений, из них 222 вида семейства *Asteraceae*, 146 видов семейства *Poaceae*, 113 видов семейства *Rosaceae*. Споровых сосудистых растений (плауны, хвощи, папоротники) насчитывается 53 вида. Большая часть флоры представлена травянистыми многолетниками и однолетниками. Деревья и кустарники занимают около 5 %. Растения 75 видов являются эндемиками или субэндемиками. Встречаются узкоэндемичные виды, характерные только для Свердловской области: ясколка Игошиной *Cerastium igoschiniae* Pobed., незабудочник уральский *Eritrichium uralense* Serg., льнянка Грюнер *Linaria grjunerae* Kniaz. Большинство из этих видов существуют в форме малых изолированных популяций и имеют низкую численность (Определитель сосудистых растений Среднего Урала, 1994; О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области, 2021).

3.2 Физико-географические особенности территории г. Нижний Тагил и Притагильской зоны

Рельеф. Нижний Тагил – город в Свердловской области, административный центр Горноуральского городского округа и Горнозаводского управленческого округа, второй по численности населения в области после г. Екатеринбург. Город расположен на восточном склоне Среднего Урала в 20–25 км от условной границы Европы и Азии. Географические координаты города: 60° в. д., 58° с. ш. Площадь города 298,47 км² (Нижний Тагил: 250 лет, 1971; Климат Нижнего Тагила, 1984).

Рельеф города увалисто-холмистый. При движении с запада на восток в рельефе города четко прослеживаются три части – восточная, центральная и западная (Нижний Тагил, 1977).

Климат и погода. Климат Нижнего Тагила можно рассматривать как частное проявление климата Среднего Урала (Климат Нижнего Тагила, 1984; Капустин, Корнев, 2010). Господствуют ветры юго-западного направления. В летний период преобладают юго-западные, западные и северо-западные ветры,

в меньшей степени – северные и северо-восточные. В переходные сезоны – юго-западные и западные (Жуйкова, 2022). Среднегодовое давление воздуха 984,0 гПа. Максимум солнечного сияния в городе приходится на летние месяцы – 270–275 ч. при теоретически возможной 540 ч. (Климат Нижнего Тагила, 1984).

Наблюдения за погодой 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). Средняя продолжительность безморозного периода – 90–100 дней. Самый теплый месяц – июль. Средние температуры июля составляют +17 °С, абсолютный максимум равен +37 °С (Агроклиматические ресурсы Свердловской области ... , 1978). Среднемесячные температуры в Нижнем Тагиле за исследуемый период (2015–2020 гг.) приведены в таблице (Таблица 3.1). Таблицы 3.1–3.3 составлены по материалам официальных сайтов «Погода и климат» (URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/>) и «Расписание погоды» (URL: <http://rp5.ru>).

В среднем многолетняя минимальная температура наблюдается в январе и составляет –19 °С, в нашем случае минимальная температура воздуха была зафиксирована в 2016–2017 гг. и составила –16 °С. Максимальная многолетняя температура для Нижнего Тагила характерна для июля – +20 °С. В период исследования наибольшее отклонение от этого показателя было зафиксировано в 2015 г. – +14 °С, самое большое соответствие максимальной многолетней температуры было в 2018 и 2020 гг. (Таблица 3.1).

Отметим, что термический режим центра Нижнего Тагила и его пригорода различается незначительно: максимальные температуры – на 1 °С и более, минимальные – всего на несколько десятых градуса (Климат Нижнего Тагила, 1984; Скупкин, 2006). Температура почвы в течение года подвержена значительно меньшим колебаниям, чем температура воздуха.

Нижний Тагил относится к зоне достаточного увлажнения. За год в пределах города выпадает в среднем 470–500 мм осадков (Таблица 3.2). Самое

Таблица 3.1 – Характеристика среднемесячной температуры воздуха за период исследования в г. Нижний Тагил

Год	Среднемесячные температуры воздуха, °С												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
2015	-13,85	-6,94	-3,04	3,79	11,93	17,61	13,94	11,72	9,78	-1,18	-8,29	-8,61	2,34
2016	-16,34	-4,82	-4,86	5,15	11,18	15,60	18,35	20,57	9,63	-0,09	-13,03	-16,72	2,05
2017	-16,18	-12,34	-2,32	3,38	7,45	13,38	15,82	15,53	7,78	1,15	-2,38	-8,03	1,94
2018	-13,90	-12,66	-9,38	2,00	7,65	13,09	18,83	14,11	10,43	3,74	-6,92	-11,34	1,30
2019	-11,96	-12,77	-2,71	1,96	11,36	14,08	17,62	13,61	7,87	3,83	-6,89	-7,84	2,35
2020	-8,91	-5,68	0,33	4,11	12,4	13,04	19,57	14,68	9,91	3,05	-6,37	-12,87	3,6

Таблица 3.2 – Характеристика суммы осадков по месяцам (мм) за период исследования

Год	Количество осадков, мм/мес.												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Сумма за год
2015	22,80	6,40	10,40	28,20	32,20	173,30	96,90	143,26	38,40	83,60	26,30	35,50	697,26
2016	35,00	8,00	34,10	87,90	24,60	42,50	48,10	38,60	86,00	36,90	52,90	20,20	514,8
2017	20,90	16,10	5,20	22,40	38,30	155,60	92,90	67,30	95,10	22,40	11,70	15,20	563,1
2018	11,60	18,30	40,40	10,00	39,00	70,90	66,30	146,20	31,90	31,20	32,40	14,30	512,5
2019	20,8	38,5	20,5	24,4	41,2	50,3	98,3	139,60	55,4	37,3	33,1	21,6	581,0
2020	24,4	22,7	17,9	40,1	38,4	79,20	56,7	177,9	59,4	35,5	13,90	22,20	588,3

большое годовое количество осадков в Нижнем Тагиле в период исследования было в 2015 г. – 697 мм. Данный показатель в этот год значительно отклонялся от среднегодовой нормы. Максимальная относительная влажность воздуха наступает в декабре (80 %), минимальная – в мае (59 %).

Вегетационный период (со среднесуточными температурами выше +5 °С) составляет в среднем 136–164 дня. Сумма эффективных температур воздуха выше +10 °С – 1400–1600 °С (Агроклиматические ресурсы Свердловской области ... , 1978). Данный показатель имеет важное значение для характеристики теплообеспеченности растений. В таблице (Таблица 3.3) приведены данные по сумме эффективных температур, сумме осадков за период с эффективными температурами и интегральному показателю, характеризующему связь между выпадающей и испаряющейся влагой в исследуемые вегетационные период в Нижнем Тагиле – гидротермическому коэффициенту Т. Г. Селянинова (ГТК) (Романова, Куракова, Ермаков, 1993). Самое большое количество осадков за период с эффективными температурами было в 2015 г. При этом максимальная сумма эффективных температур в вегетационный сезон была в 2016 г. Согласно ГТК влагообеспеченность территории Нижнего Тагила для произрастания растений следующая: 2016 г. – равенство прихода и расхода влаги, 2017 и 2019 гг. – достаточное увлажнение, 2015, 2018, 2020 гг. – избыточное увлажнение.

Для комплексной оценки погодно-климатических условий исследуемых периодов наблюдения использован интегральный показатель – степень благоприятности погоды (СБП) (Жуйкова, Мелинг, Попова, 2022). Подробное вычисление данного показателя представлено в главе 2 «Материал и методы».

Комплексная оценка погодно-климатических условий осуществлена по интегральному показателю СБП, что позволило выстроить градиент благоприятности погодных условий: 2017 – 2016 – 2018 – 2019 гг., который далее будет использован в качестве действующего экологического фактора, оказывающего влияние на изменчивость морфологических признаков.

Таблица 3.3 – Агрометеорологические показатели вегетационного периода г. Нижний Тагил

Год	Сумма осадков за период с эффективными температурами (выше 10 °С)					
	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Вегетационный период
2015	25,6	173,0	73,6	77,3	0,8	350,3
2016	19,8	42,5	48,1	38,6	28,0	177,0
2017	1,8	148,8	92,9	67,3	0,0	310,8
2018	3,8	60,9	66,3	143,2	13,5	287,7
2019	10,6	41,9	98,3	99,6	3,0	253,4
2020	19,3	22,0	56,7	168,9	41,4	308,3
Сумма эффективных температур (выше 10 °С)						
2015	288,4	520,4	415,9	300,1	136,2	1661,0
2016	273,3	460,5	569,0	637,7	123,7	2058,2
2017	116,8	369,6	474,5	466,0	117,7	1544,6
2018	62,5	348,0	583,7	420,9	223,0	1608,1
2019	261,6	341,4	546,2	377,9	146,6	1673,7
2020	313,8	321,7	606,6	445,6	188,4	1876,1
Гидротермический коэффициент						
2015	0,89	3,32	1,77	2,58	0,06	2,11
2016	0,72	0,92	0,85	0,61	2,26	1,07
2017	0,15	4,03	1,96	1,44	0,00	1,52
2018	0,61	1,92	1,14	3,40	0,61	1,79
2019	0,41	1,23	1,80	2,64	0,20	1,51
2020	0,62	0,68	0,93	3,79	2,20	1,64

Почва. Наиболее распространены почвы подзоны южной тайги: различные подтипы дерново-подзолистых почв: дерново-среднеподзолистые и дерново-слабоподзолистые подтипы почвы (Прокаев, 1976; Агроклиматические ресурсы Свердловской области ... , 1978; Раковская, Скупкин, 2001; Скупкин, 2002; Капустин, Корнев, 2010).

Флора и растительность. Во флоре Притагильской зоны наибольшим видовым богатством характеризуются семейства *Compositae*, *Gramineae*, *Rosaceae*, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Brassicaceae* и др. В экологическом спектре преобладают мезофиты и мезогигрофиты. По составу жизненных форм доминируют травянистые многолетние растения. Многочисленную группу составляют однолетние и двулетние растения. Деревьев и кустарников всего около 100 видов (около 5 %) (Жуйкова, 2022). Типичный состав древостоя имеет формулы 10С+Б (например, Валегин бор), 8С2Б+Е, 5С3Б2Ос, 3С2Е3Ос2Б+П и т. д. (Скупкин, 2002). Встречаются также леса с доминированием березы, а в понижениях рельефа – осиновые лесные сообщества. В окрестностях Нижнего Тагила распространены преимущественно луга вторичного происхождения, в почвенном профиле которых присутствует пахотный или старопахотный горизонт (Жуйкова, 2022; Жуйкова, Мелинг, Попова, 2022).

3.3 Экологическая характеристика Притагильской зоны

Экологическая обстановка Свердловской области определяется высокотехнологичной нагрузкой, обусловленной деятельностью предприятий горнодобывающей и топливно-энергетической промышленности, металлурго-химического и лесопромышленного комплексов (Капустин, Корнев. URL: https://geografia-sverd.ucoz.ru/index/geograficheskoe_polozhenie/0-5). В объем атмосферных выбросов Свердловской области вклад промышленных предприятий г. Нижний Тагил составляет 15,7 %, из них 9 % приходится на долю ведущего загрязнителя – АО «ЕВРАЗ Нижнетагильский металлургический комбинат».

На территории г. Нижний Тагил функционирует 70 промышленных объектов, среди которых ведущими в отрасли машиностроения является АО «Научно-производственная корпорация “Уралвагонзавод” имени Ф. Э. Дзержинского», в отрасли металлургического производства – АО «ЕВРАЗ Нижнетагильский металлургический комбинат» («Евраз НТМК»), в отрасли металлообработки – ООО «Нижнетагильский завод металлических конструкций», в горнодобывающей промышленности – ОАО «Высокогорский горно-обогатительный комбинат», в отрасли химической промышленности – ПАО «Уралхимпласт».

Валовый объем выбросов от промышленных объектов в г. Нижний Тагил в 80-е годы XX в. составлял 880 тыс. т/год, в настоящее время он снижен до 113 тыс. т/год (Жуйкова, 2022). На выбросы «Евраз НТМК» приходится 57,16 % от общего числа всех промышленных объектов города (Нижний Тагил: офиц. сайт. URL: <https://ntagil.org/>; «Евраз НТМК» – как решают проблему экологии Нижнего Тагила. URL: <https://ntagil.bezformata.com/listnews/evraz-ntmk-kak-reshayut/100439179/?ysclid=lcwzszoi2t391060704>). За последние 30 лет «Евраз НТМК» снизил выбросы в 4,4 раза. Если в 1988 г. валовые выбросы составляли 288,6 тыс. т, то в 2020 – 64 тыс. т/год (НТМК за год снизил выбросы в атмосферу на 1000 тонн. URL: <https://vsenovostint.ru/2021/03/09/ntmk-za-god-snizil-vybrosy-v-atmosferu-na-1000-tonn/>). В атмосферу города от него поступает 62,25 % диоксида азота, 22,11 % сернистого ангидрида, 52,91 % оксида углерода, 100 % бенз(а)пирена, 90,13 % фенола, 8 % сероводорода. Приоритетный загрязнитель – тонкодисперсная полиметаллическая пыль в виде окислов (Cr, Ni, Fe, Cu, Zn, Cd, Pb и др.).

Регулярный мониторинг окружающей среды ведется на четырех постах государственной сети наблюдения ФГБУ «Уральское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды» и двух автоматических станциях контроля ГКУСО «Центр экологического мониторинга и контроля» (лицензия: Р/2012/2120/100/Л от 26.07.2012 г.), расположенных на улице

Пархоменко (в районе дома № 1а) и на улице Бирюзовой (в районе дома № 6) (О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области, 2021).

Уровень загрязнения воздуха характеризуется по значениям ИЗА (комплексный индекс загрязнения атмосферы приоритетными веществами (безразмерный), определяющими состояние загрязнения атмосферы в городе) и СИ (стандартный индекс, или наибольший единичный индекс загрязнения (безразмерный) – наибольшая измеренная за рассматриваемый период концентрация примеси, деленная на ПДК) в 2016–2017 гг. как высокий, в 2018–2019 гг. как низкий и повышенный (Таблица 3.4). Таким образом, в исследуемый период наблюдается снижение уровня загрязнения атмосферного воздуха.

Таблица 3.4 – Показатели качества атмосферного воздуха г. Нижний Тагил

Год наблюдения	ИЗА	СИ	НП, %	Уровень загрязнения
2016	7–13 (Ф, БП, ВВ, диоксид азота, аммиак)	9,5 (БП)	3 (Ф)	высокий
2017	7–13 (БП, Ф, ВВ, аммиак, диоксид азота)	13,6 (БП)	2 (Ф)	высокий
2018	0–4 (Ф, БП, ЭБ, ВВ, аммиак)	4,0 (ЭБ)	1 (Ф)	низкий
2019	5–6 (Ф, БП, ЭБ, ВВ, аммиак)	6,5 (БП)	2 (фенол, Ф)	повышенный

Примечание – Ф – формальдегид, ВВ – взвешенные вещества с диаметром частиц, не превосходящим 10 мкм; далее – пыль мелкодисперсная, БП – бенз(а)пирен, ЭБ – этилбензол. НП (%) – наибольшая повторяемость превышения ПДК из данных измерений на посту за одной примесью; ИЗА (безразмерный) – сумма единичных индексов загрязнения пяти приоритетных загрязнителей, приведенных к вредности диоксида серы.

Данный показатель в г. Нижний Тагил, как правило, определяют одни и те же загрязняющие вещества: формальдегид, бенз(а)пирен, этилбензол, диоксид азота, аммиак, взвешенные вещества (Таблица 3.5) (О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области, 2016; 2017; 2017; 2019; 2020; 2021). Наибольшее превышение предельно допустимой максимальной разовой концентрации приоритетных загрязнителей и повторяемость этих превышений было в 2016 г. (Таблица 3.5). Мелкодисперсная пыль, содержащая ионы тяжелых металлов, превышает ПДК_{мр}, как правило, в 1,3–1,7 раз. При этом повторяемость превышений в период исследования снизилась в 3610 раз –

с 36,1 % до 0,01 %. Также значительно снизилось превышение ПДК_{мр} по диоксиду азота – с 5 до 1,5 раз. Повторяемость превышений снизилась в 10 раз. По сероводороду максимальная разовая концентрация, превышающая ПДК в 2019 г., увеличилась по сравнению с 2017 г., при этом повторяемость превышений снизилась в 2019 г. в 71 раз.

Таблица 3.5 – Превышение максимальной разовой концентрации приоритетных загрязнителей атмосферного воздуха

Приоритетные загрязнители	Превышение ПДК _{мр} , раз				Повторяемость превышений ПДК _{мр} , %			
	2016	2017	2018	2019	2016	2017	2018	2019
Диоксид азота	5	2	1,5	1,5	40,3	19,7	0,3	3,9
Оксид азота	2,3	0	0	0	9,7	0	0	0
Мелкодисперсная пыль	1,7	1,3	1,6	1,3	36,1	5,0	0,4	0,01
Оксид углерода	2,0	1,1	1,3	1,03	1,4	1,4	0,1	0,01
Диоксид серы	1,6	0	0	1,3	< 1	0	0	1,7
Сероводород	0	3,9	6,4	5,8	0	28,2	4,2	0,4

Примечание – ПДК_{мр} – предельно допустимая максимальная разовая концентрация.

По данным государственного доклада «О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области» (2016; 2017; 2018; 2019), почвы г. Нижний Тагил наиболее загрязнены цинком, медью, свинцом, марганцем, хромом, никелем. Почвы суглинистые, имеют нейтральную среду (О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области, 2021).

3.4 Характеристика пробных площадей

Исследование проведено на пяти участках, расположенных на разном удалении от сети промышленных предприятий и в разной степени техногенно трансформированных. Следствием техногенного преобразования ландшафтов является изменение физико-химических параметров почвы, связанные с ее загрязнением тяжелыми металлами.

Географическое положение исследуемых участков

Участок 1 – Фон (Ф) (57°57'50"с.ш. 60°15'11"в.д.) – расположен около села Покровское на расстоянии 25 км к востоку от источника загрязнения.

Участок 2 – Буфер 1 (Б-1) ($57^{\circ}52'18''$ с.ш. $59^{\circ}59'39''$ в.д.) – расположен на территории «Корабельный мыс», на расстоянии 5 км к юго-западу от Нижнетагильского металлургического комбината (НТМК).

Участок 3 – Буфер 2 (Б-2) ($57^{\circ}58'13''$ с.ш. $59^{\circ}58'35''$ в.д.) – расположен в верхней части отвала меднорудных шахт Рудника им. III Интернационала. Источник выбросов в 6 км к югу.

Участок 4 – Импакт 1 (И-1) ($57^{\circ}54'14''$ с.ш. $59^{\circ}54'41''$ в.д.) – расположен на восточном склоне Западно-Ревдинского отвала Высокогорского горно-обогатительного комбината на расстоянии 7 км в западном направлении от источника загрязнения.

Участок 5 – Импакт 2 (И-2) ($57^{\circ}58'12''$ с.ш. $59^{\circ}57'21''$ в.д.) – расположен в верхней части промышленного отвала цеха по переработке техногенных отходов «Нижнетагильского металлургического комбината» («Евраз НТМК») на расстоянии 6 км к северо-востоку от источника загрязнения.

Техногенная нагрузка на исследуемых участках. Физико-химические параметры почвы и содержание в них тяжелых металлов на исследуемых территориях были описаны ранее Т. В. Жуйковой с соавт. (Почвенный микробиоценоз как показатель стабильности ... , 2014; Особенности почв и травянистых растительных сообществ ... , 2015; Мелинг, Жуйкова, 2015; Оценка стабильности развития растений ... , 2019; Жуйкова, 2022). В почвах определено содержание подвижных форм тяжелых металлов: Zn^{2+} , Cu^{2+} , Pb^{2+} , Cd^{2+} , Co^{2+} , Ni^{2+} , Cr^{2+} , Fe^{3+} , Mn^{2+} . В таблице (Таблица 3.6) приведены средние значения концентрации металлов в почве на участках наблюдения и значения Z (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 (Таблица 3.6). В качестве интегрального показателя загрязнения почвы тяжелыми металлами использован индекс суммарной токсической нагрузки (Z , отн. ед.) (Безель,

Жуйкова, Позолотина, 1998). Методика вычисления данного индекса представлена в главе 2 «Материал и методы». Общий уровень токсической нагрузки варьировал от 1 до 30 отн. ед. (Таблица 3.6).

На основании суммарной токсической нагрузки выделены зоны техногенного загрязнения – фоновая, буферная, импактная. Названия зон даны в соответствии с номенклатурой ЮНЕП (Munn, 1973). Суммарная токсическая нагрузка отражает уровень техногенной трансформации почвы, связанный в том числе с загрязнением ее тяжелыми металлами. Градиент техногенной трансформации почвы рассматривается в работе в качестве второго фактора, который наряду с погодными условиями влияет на изменчивость морфологических признаков листа *B. pendula*.

На основании литературных данных (Почвенный микробиоценоз как показатель стабильности ... , 2014; Оценка стабильности развития растений ... , 2019) проведен анализ физико-химических параметров почвы исследуемых территорий (Таблица 3.7). Агрохимические показатели представлены для корнеобитаемого слоя (на участках Фон и Буфер-1 – горизонт Р, на Буфер-2 – Импакт-2 – АУ).

Почвы на исследуемых участках Фон и Буфер-1 по агрохимическим показателям сходны. Они характеризуются слабой и средней насыщенностью основаниями, низкой и средней обеспеченностью подвижными соединениями фосфора и калия. Содержание легкогидролизуемого азота в почвах среднее и низкое.

Участки Буфер-2 – Импакт-2 расположены в техногенных ландшафтах (на промышленных отвалах, возраст которых – более 45 лет). Почвы этих участков более разнородны по агрохимическим показателям и менее благоприятны для растений. Это молодые почвы, формируемые по буроземному и литоземному типам, обладающие более высоким плодородием, сильно насыщенные основаниями ($V > 95\%$), с высокими и очень высокими показателями обеспеченности обменными формами фосфора и калия.

Таблица 3.6 – Содержание подвижных форм тяжелых металлов в почве исследуемых участков ($M \pm m$)

Зона загрязнения	Площадка / Z, отн. ед.	Содержание металлов, мкг/г								
		Zn^{2+}	Cu^{2+}	Cd^{2+}	Pb^{2+}	Co^{2+}	Ni^{2+}	Mn^{2+}	Cr^{2+}	Fe^{3+}
Фоновая	Фон / 1,0	19,35 ± 3,46 (36)	12,26 ± 1,80 (36)	0,05 ± 0,04 (36)	7,94 ± 2,33 (36)	7,64 ± 0,60 (36)	13,25 ± 0,46 (36)	290,62 ± 22,01 (36)	10,12 ± 0,65 (36)	774,50 ± 36,51 (36)
Буферная	Буфер-1 / 3,3	58,05 ± 1,10 (29)	38,62 ± 0,59 (30)	1,26 ± 0,00 (30)	13,17 ± 0,18 (30)	16,76 ± 0,21 (30)	17,97 ± 0,32 (30)	359,01 ± 9,37 (30)	20,03 ± 0,46 (30)	964,48 ± 1,65 (25)
	Буфер-2 / 6,19	262,65 ± 39,56 (30)	101,57 ± 11,13 (30)	1,60 ± 0,06 (33)	56,12 ± 4,91 (30)	14,53 ± 3,63 (30)	10,93 ± 1,37 (33)	375,18 ± 54,02 (30)	7,78 ± 1,08 (30)	841,11 ± 13,23 (25)
Импактная	Импакт-1 / 22,78	390,96 ± 125,92 (15)	951,49 ± 236,10 (14)	1,54 ± 0,47 (15)	12,38 ± 3,88 (14)	124,23 ± 17,79 (15)	7,75 ± 1,30 (15)	2364,9 ± 93,52 (15)	7,14 ± 2,26 (15)	–
	Импакт-2 / 30,0	850,4 ± 18,26 (10)	194,6 ± 6,6 (10)	2,82 ± 0,44 (10)	–	–	–	–	51,9 ± 3,44 (10)	2736,6 ± 85,36 (10)

Примечание – M – средние значения, m – стандартная ошибка среднего, Z – суммарная токсическая нагрузка; в скобках – объем выборки, «–» – не определено.

Таблица 3.7 – Агрохимические показатели почвы исследуемых территорий

Показатели	Участки				
	Фон	Буфер-1	Буфер-2	Импакт-1	Импакт-2
pH _{вод}	6,55	6,32	6,76	7,63	7,35
V, %	90,55	84,62	95,14	98,19	97,97
N _{легк} , мг/100 г	5,10	5,61	4,76	4,14	5,12
P ₂ O ₅ , мг/100 г	19,31	3,68	34,34	69,59	4,25
K ₂ O, мг/100 г	20,05	22,39	38,97	57,79	55,69
C _{общ} , %	3,59	4,48	6,69	3,57	5,52

Подробная диагностика антропогенно нарушенной почвы выполнена ранее (Характеристика антропогенно деградированных почв ... , 2013; Мелинг, Жуйкова, 2015; Оценка стабильности развития растений ... , 2019). Четкого градиента по содержанию биогенных элементов исследованные участки не образуют. По кислотности почвенного раствора участки Импакт-1 и Импакт-2 неблагоприятны для растений (Оценка стабильности развития растений ... , 2019).

Краткое описание фитоценозов на исследуемых участках. Работа выполнена в пределах вторичных древесных сообществ с преобладанием березы повислой. Краткое описание сообществ приведено ниже.

Сообщество участка Фон

Древостой образован *Betula pendula*, *Picea obovata*; формула 7Б3Е, сомкнутость крон – 0,6; высота – 15–18 м.

Возобновление. Видовой состав: *Picea obovata*. Общее проективное покрытие – 10 %.

Подлесок. Видовой состав: *Lonicera xylosteum*, *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*. Общее проективное покрытие – 7 %.

Травяной ярус представлен 23 видами, преобладают *Aegopodium podagraria* *Rubus saxatilis*. Общее проективное покрытие – 70 %.

Мохово-лишайниковый ярус. Общее проективное покрытие – 50 %.

Мертвый покров – 40 %.

Сообщество участка Буфер-1

Древесный ярус образован *Betula pendula*, *Populus tremula*. Формула древостоя 8Б2Ос, сомкнутость крон – 0,8, высота яруса – 13–16 м.

Возобновление. Видовой состав: *Betula pendula*, *Populus tremula*. Общее проективное покрытие – 10 %.

Подлесок. Видовой состав: *Malus baccata*, *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*. Общее проективное покрытие – 25 %

Травяной ярус представлен 25 видами, преобладают *Urtica dioica*, *Angelica sylvestris*, *Tussilago farfara*, *Rubus saxatilis*, *Alchemilla vulgaris*. Общее проективное покрытие – 70 %.

Мохово-лишайниковый ярус не развит.

Мертвый покров: проективное покрытие – 85 %.

Сообщество участка Буфер-2

Древесный ярус образован *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*. Формула 7Б3С, сомкнутость крон – 0,6, высота яруса – 10–12 м.

Возобновление. Видовой состав: *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Salix* sp. Общее проективное покрытие – 10 %.

Подлесок. Видовой состав: *Malus baccata*, *Padus avium*, *Chamaecytisus ruthenicus*. Общее проективное покрытие – 3 %.

Травяной ярус представлен 23 видами, преобладают *Trifolium pratense*, *Vicia sepium*, *Veronica chamaedris*, *Fragaria vesca*, *Poa palustris*, *Agrostis tenuis*. Общее проективное покрытие – 60 %.

Мохово-лишайниковый ярус имеет общее проективное покрытие – 30 %.

Мертвый покров: проективное покрытие – 45 %.

Сообщество участка Импакт-1

Древостой: двухъярусный, сомкнутость крон – 0,8, высота – 10–18 м:

– 1-й ярус: формула 7Б 3Ос; сомкнутость крон – 0,3; высота 15–18 м;

– 2-й ярус: формула 8Б 2И; сомкнутость крон – 0,6; высота 10–14 м.

Возобновление. Видовой состав: *Betula pendula*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata*, *Populus tremula*. Общее проективное покрытие – 15 %, преобладает *Betula pendula* (10 %).

Подлесок. Видовой состав: *Malus baccata*, *Sorbus aucuparia*, *Crataegus sanguinea*. Общее проективное покрытие – 2 %.

Травяной покров выражен слабо, представлен 20 видами с невысоким обилием. Общее проективное покрытие – 25 %.

Мохово-лишайниковый покров. Общее проективное покрытие – 20 %.

Мертвый покров. Покрытие – 95 %.

Сообщество участка Импакт-2

Древостой. Формула 8Б2И. Сомкнутость крон – 0,8, высота – 10–12 м.

Возобновление. Видовой состав: *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Populus tremula*. Общее проективное покрытие – 6 %.

Подлесок. Видовой состав: *Hippophaë rhamnoides*, *Malus baccata*. Общее проективное покрытие – 3 %.

Травяной покров выражен слабо, представлен 14 видами с невысоким обилием. Общее проективное покрытие – 20 %.

Мохово-лишайниковый покров – общее проективное покрытие 10 %.

Мертвый покров. Проективное покрытие – 90 %.

Таким образом, физико-географическая и экологическая характеристика района и участков исследования свидетельствует о неблагоприятной экологической обстановке на территории проведения исследования, являющейся следствием деятельности предприятий горнодобывающей и металлургической промышленности. В результате длительной 300-летней деятельности промышленных предприятий на территории г. Нижнего Тагила и Притагильской зоны сформировались почвы, по многим параметрам отличающиеся от фоновых, включая загрязнение их тяжелыми металлами. Последнее позволяет рассматривать уровень техногенной трансформации почвы в качестве одного из ведущих экологических факторов, влияющих на биоту.

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

Неблагоприятные экологические факторы окружающей среды приводят к отклонениям различных морфологических признаков растений от нормы, повышая их изменчивость. В этих условиях, как правило, уменьшается габитус растений, включая размеры листа, появляются фенотипические отклонения (явные отклонения от нормы), усиливается флуктуирующая асимметрия билатеральных органов (Трубина, 2011; Дуля, Микрюков, 2013; Буньо, Цвилянчук, 2015; Шадрина, Вольперт, 2018; Малков, Нурминская, 2019; Оценка состояния растений по стабильности развития ... , 2020; Leary, Allendorf, 1989; Baker, Dalby, 1980; Chaloupecká, Lepš, 2004; Life history variation in the heavy metal tolerant plant ... , 2007; Fluctuating asymmetry ... , 2010).

Совокупность данных по всем проявлениям изменчивости вместе с параметрами роста и развития дают достаточно наглядную картину воздействия конкретного неблагоприятного фактора на организм или популяцию (Малков, Нурминская, 2019).

В ходе исследования на протяжении четырех вегетационных сезонов были изучены 43 метрических признака листа *B. pendula*, произрастающих на фоновых и техногенно трансформированных территориях, и четыре индекса.

4.1 Изменение морфологических признаков, определяющих форму и размеры листа, в градиентах погоды и техногенной трансформации почвы

Изучая направления изменения признаков растений на экоклине, можно выяснить степень влияния различных факторов окружающей среды на формирование морфологических структур растительных объектов. Особый интерес представляет изучение диагностических признаков, определяющих форму листа. Их анализ за несколько лет наблюдения позволяет не только получить усредненные образы листьев растений фоновых и нарушенных территорий, но

и судить об изменении формы бокового органа побега в градиенте техногенной трансформации почвы при изменяющихся погодных факторах. Характеристика морфологических признаков, отражающих форму листа *B. pendula*, представлена в таблице (Таблица 4.1).

Предварительная проверка выборочных распределений значений признаков на соответствие закону нормального распределения t -критерием Стьюдента, который вычислялся как отношение асимметрии к своей ошибке (t_{As}) и эксцесса к его ошибке (t_{Ex}), показала соответствие нулевой гипотезе (Приложение, таблица 1–4, $p > 0,05$). Это дает основание в каждом конкретном случае применять параметрические методы к анализу данных. Рассмотрим изменение исследуемых признаков в градиентах погодных условий и техногенной трансформации почвы.

Индекс формы. Независимо от года наблюдения в градиенте токсической нагрузки возрастает индекс формы. Ухудшение погодных условий также приводит к повышению исследуемого показателя. Самые высокие значения ИФ характерны для участков импактной зоны в неблагоприятный год, что свидетельствует о сочетанном влиянии двух исследуемых экологических факторов (Таблица 4.1).

На основании значений ИФ можно судить о типе листа (округлый, яйцевидный, треугольный). Для определения типа листа в литературе предложены шаблоны, основанные на отношении расстояния от верхушки до самой широкой части к расстоянию от широкой части листовой пластинки до ее основания: округлый – 5/5, яйцевидный 6/4, треугольный 9/1 (Федоров, Кирпичников, Артющенко, 1956). Основываясь на этих отношениях, нами были вычислены значения индекса формы для крайних типов листа. При этом могут встречаться и переходные формы листьев между округлым и яйцевидным – округло-яйцевидный, а также между яйцевидным и треугольным – треугольно-яйцевидный и яйцевидно-треугольный типы, для которых отношения расстояний не указаны.

Таблица 4.1 – Морфологические показатели, отражающие форму и размеры листа *V. pendula* ($m \pm SE$), в градиенте техногенной трансформации почвы при изменяющихся погодных факторах

Токсическая нагрузка, отн. ед.	Степень благоприятности погоды, балл			
	3,24 (2017)	3,38 (2016)	3,43 (2018)	4,00 (2019)
Индекс формы				
1,00	2,23 ± 0,66	2,22 ± 0,61	2,20 ± 0,70	2,04 ± 0,60
3,33	3,10 ± 0,92	2,74 ± 0,64	2,58 ± 0,99	2,78 ± 0,54
6,19	3,34 ± 1,08	2,92 ± 0,76	3,25 ± 1,27	2,74 ± 0,77
22,78	3,45 ± 0,93	2,91 ± 0,75	2,66 ± 0,77	2,69 ± 0,63
30,00	3,41 ± 1,26	3,38 ± 1,34	2,99 ± 1,41	3,27 ± 1,08
Индекс листовой пластинки				
1,00	1,34 ± 0,12	1,35 ± 0,11	1,29 ± 0,12	1,33 ± 0,14
3,33	1,23 ± 0,13	1,17 ± 0,11	1,21 ± 0,13	1,19 ± 0,10
6,19	1,19 ± 0,14	1,21 ± 0,11	1,17 ± 0,11	1,19 ± 0,11
22,78	1,16 ± 0,10	1,22 ± 0,130	1,17 ± 0,10	1,23 ± 0,10
30,00	1,24 ± 0,09	1,18 ± 0,10	1,12 ± 0,09	1,23 ± 0,09
Индекс листа				
1,00	3,22 ± 0,52	2,90 ± 0,50	3,16 ± 0,83	2,83 ± 0,72
3,33	2,77 ± 0,46	2,46 ± 0,50	2,89 ± 0,62	2,56 ± 0,47
6,19	2,92 ± 0,63	2,76 ± 0,43	2,90 ± 0,70	2,76 ± 0,43
22,78	2,77 ± 0,76	2,58 ± 0,56	2,79 ± 0,73	2,53 ± 0,52
30,00	3,22 ± 0,69	2,81 ± 0,47	2,92 ± 0,67	2,39 ± 0,37
Длина листовой пластинки, мм				
1,00	52,32 ± 10,05	49,59 ± 5,88	56,91 ± 11,41	40,83 ± 7,13
3,33	47,85 ± 7,21	46,81 ± 6,72	49,78 ± 4,44	45,17 ± 7,51
6,19	43,38 ± 6,58	40,51 ± 5,16	40,43 ± 5,16	38,88 ± 5,19
22,78	44,33 ± 8,23	41,43 ± 7,04	47,80 ± 7,25	51,98 ± 5,90
30,00	46,89 ± 6,53	60,87 ± 7,99	47,06 ± 5,65	50,31 ± 5,80
Ширина листовой пластинки, мм				
1,00	39,27 ± 7,56	36,92 ± 4,20	44,44 ± 8,92	30,85 ± 4,80
3,33	39,21 ± 6,00	40,03 ± 5,54	41,55 ± 5,02	38,21 ± 6,71
6,19	36,82 ± 5,97	33,72 ± 4,27	34,58 ± 4,21	32,54 ± 3,71
22,78	38,18 ± 5,68	34,23 ± 5,90	41,02 ± 6,43	42,48 ± 5,47
30,00	37,88 ± 5,87	51,79 ± 7,21	42,12 ± 5,55	41,20 ± 5,57
Расстояние от кончика до самого широкого места листовой пластинки, мм				
1,00	35,67 ± 7,67	33,63 ± 4,93	38,31 ± 7,83	27,14 ± 6,29
3,33	35,72 ± 6,60	33,90 ± 5,39	36,09 ± 4,65	33,85 ± 6,63
6,19	32,86 ± 5,12	29,77 ± 4,64	30,23 ± 5,36	28,06 ± 3,78
22,78	34,04 ± 7,58	30,60 ± 6,43	34,33 ± 6,71	37,57 ± 5,15
30,00	35,72 ± 6,25	46,17 ± 8,34	34,30 ± 6,25	37,98 ± 5,90

Продолжение таблицы 4.1

Токсическая нагрузка, отн. ед.	Степень благоприятности погоды, балл			
	3,24 (2017)	3,38 (2016)	3,43 (2018)	4,00 (2019)
Индекс вытянутости верхушки				
1,00	0,68 ± 0,01	0,68 ± 0,06	0,67 ± 0,06	0,66 ± 0,06
3,33	0,74 ± 0,06	0,73 ± 0,05	0,72 ± 0,06	0,75 ± 0,05
6,19	0,76 ± 0,05	0,75 ± 0,04	0,74 ± 0,06	0,72 ± 0,05
22,78	0,76 ± 0,06	0,74 ± 0,05	0,72 ± 0,06	0,72 ± 0,04
30,00	0,76 ± 0,05	0,75 ± 0,06	0,73 ± 0,08	0,75 ± 0,06
Длина черешка, мм				
1,00	16,48 ± 3,50	17,58 ± 3,43	18,71 ± 4,63	15,07 ± 3,58
3,33	17,83 ± 5,01	19,59 ± 4,06	17,93 ± 3,67	18,03 ± 3,72
6,19	15,37 ± 3,27	14,99 ± 2,76	14,47 ± 2,94	14,33 ± 2,54
22,78	16,79 ± 4,37	16,75 ± 4,26	18,01 ± 4,49	21,18 ± 3,74
30,00	15,07 ± 3,14	22,30 ± 4,94	16,69 ± 3,25	21,43 ± 3,58
Угол, град.				
1,00	43,14 ± 5,18	46,13 ± 5,91	43,02 ± 4,92	46,40 ± 6,34
3,33	47,79 ± 6,39	45,52 ± 6,45	48,01 ± 5,89	55,38 ± 4,90
6,19	53,36 ± 7,07	56,95 ± 7,00	57,06 ± 8,57	54,22 ± 6,61
22,78	48,92 ± 9,93	52,61 ± 6,38	48,91 ± 5,99	51,19 ± 4,42
30,00	49,04 ± 6,15	54,81 ± 6,21	53,30 ± 5,92	55,24 ± 5,95

Примечание – t – среднее арифметическое, SE – стандартное отклонение; $n = 50$.

В ходе двухфакторного дисперсионного анализа (модель с фиксированными эффектами) установлено статистически значимое влияние на исследуемый признак анализируемых экологических факторов (Таблица 4.2).

Таблица 4.2 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния токсической нагрузки и степени благоприятности погодных условий на морфологические признаки, отражающие форму листа *B. pendula*

Фактор	df	F	p	Доля объясненной дисперсии, %
Индекс формы				
Год (I)	3; 980	13,88	<< 0,001	3,42
Участок (2)	4; 980	42,63	<< 0,001	14,02
$I \times 2$	12; 980	1,99	0,022	1,96
Индекс листовой пластинки				
Год (I)	3; 980	7,5	0,000057	1,77
Участок (2)	4; 980	55,6	<< 0,001	17,47
$I \times 2$	12; 980	4,1	0,000003	3,83

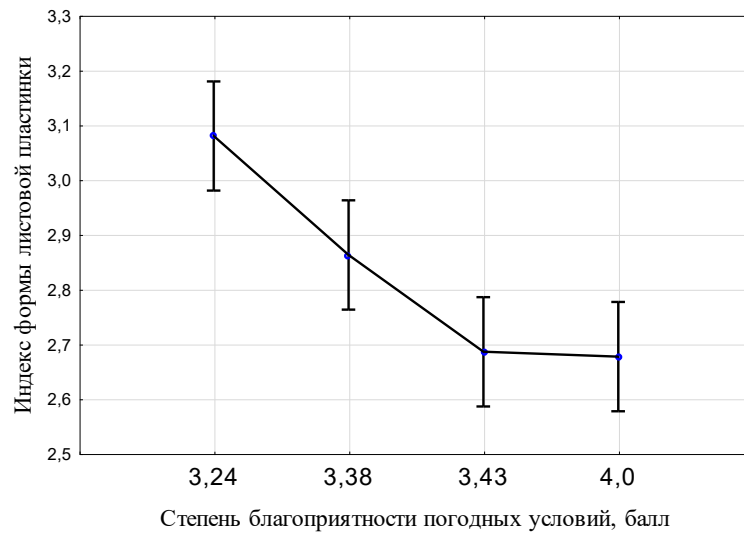
Продолжение таблицы 4.2

Фактор	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	Доля объясненной дисперсии, %
Индекс листа				
Год (<i>I</i>)	3; 980	21,98	<< 0,001	5,85
Участок (<i>2</i>)	4; 980	13,69	<< 0,001	4,86
<i>I</i> × <i>2</i>	12; 980	2,16	0,012	2,30
Длина листовой пластинки, мм				
Год (<i>I</i>)	3; 980	10,50	<< 0,001	15,68
Участок (<i>2</i>)	4; 980	68,34	<< 0,001	18,52
<i>I</i> × <i>2</i>	12; 980	26,61	<< 0,001	56,21
Ширина листовой пластинки, мм				
Год (<i>I</i>)	3; 980	20,14	<< 0,001	3,84
Участок (<i>2</i>)	4; 980	57,87	<< 0,001	14,64
<i>I</i> × <i>2</i>	12; 980	25,00	<< 0,001	19,53
Расстояние от кончика до самого широкого места листовой пластинки, мм				
Год (<i>I</i>)	3; 980	7,49	<< 0,001	1,61
Участок (<i>2</i>)	4; 980	42,62	<< 0,001	12,22
<i>I</i> × <i>2</i>	12; 980	18,46	<< 0,001	15,88
Индекс вытянутости верхушки				
Год (<i>I</i>)	3; 980	9,3	<< 0,001	2,20
Участок (<i>2</i>)	4; 980	57,4	<< 0,001	18,18
<i>I</i> × <i>2</i>	12; 980	2,2	0,010	2,07
Длина черешка, мм				
Год (<i>I</i>)	3; 980	14,52	<< 0,001	3,29
Участок (<i>2</i>)	4; 980	36,29	0,001	10,67
<i>I</i> × <i>2</i>	12; 980	13,21	<< 0,001	11,98
Угол, град.				
Год (<i>I</i>)	3; 980	17,85	<< 0,001	3,73
Участок (<i>2</i>)	4; 980	80,52	<< 0,001	22,44
<i>I</i> × <i>2</i>	12; 980	6,65	<< 0,001	5,56

Большую долю в дисперсию этого признака вносит фактор «участок» (токсическая нагрузка). Обобщенное представление о влиянии интегральных экологических факторов (суммарная токсическая нагрузка и степень благоприятности погоды) на индекс формы листовой пластинки дает рисунок (Рисунок 4.1).

С учетом того, что диапазон крайних значений основных типов разный, нами вычислены величины классовых интервалов индексов формы между округлым и яйцевидным типом листа и между яйцевидным и треугольным (Таблица 4.3).

F(3, 980)=13,88, p << 0,001



F(4, 980)=42,63; p << 0,001

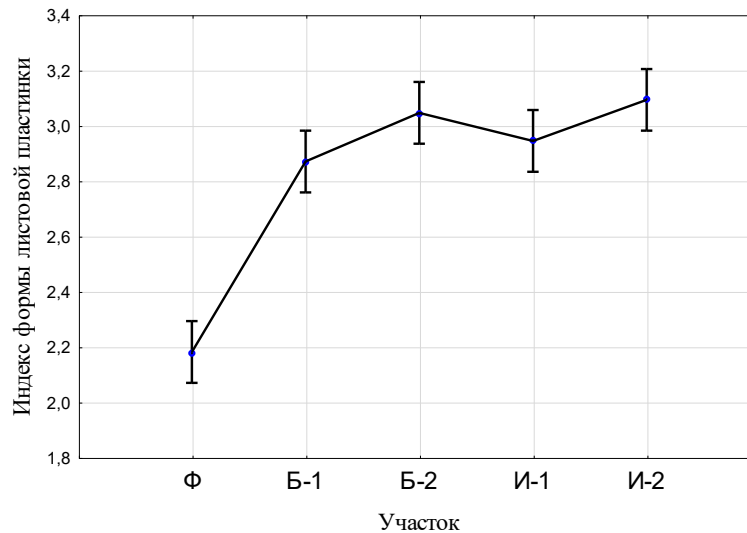


Рисунок 4.1 – Изменение ИФ в градиентах погодных условий (a) и техногенной трансформации почвы (б)

Таблица 4.3 – Значения индекса формы для разных типов листа

Тип листа	Расстояние от верхушки до самой широкой части/расстояние от широкой части до основания ЛП*	Значение ИФ	Диапазон ИФ
Округлый	5/5	1,0	0,90–1,19
Округло-яйцевидный	–	–	1,20–1,49
Яйцевидный	6/4	1,5	1,5–2,49
Треугольно-яйцевидный	–	–	2,5–4,49
Яйцевидно-треугольный	–	–	4,5–6,49
Треугольный	9/1	9,0	6,5–9,0

Примечание – * по шаблону А. А. Федорова с соавт. (Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1956). «–» – нет данных.

Анализ средних значений исследуемого показателя свидетельствует о том, что в градиенте загрязнения почвы тяжелыми металлами происходит формирование различных типов листа. 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: на Фоне, независимо от СБП, – яйцевидному, на других участках – треугольно-яйцевидному.

Учитывая, что при разных неблагоприятных экологических факторах наблюдается увеличение ИФ, можно говорить о неспецифичности реакции листа: неблагоприятные экологические факторы (погодные условия или техногенная трансформация почвы) приводят к смещению широкой части ЛП к ее основанию.

Известно, что в онтогенезе листа меристематическая активность ослабевает в базипетальном направлении (от верхушки к основанию) (Эзау, 1980). Можно предположить, что неблагоприятные факторы усиливают угнетение меристематической активности в апикальной зоне, что и ведет к смещению наибольшей ширины к основанию листа и как следствие увеличение индекса формы.

Индекс листовой пластинки (ИЛП) – отношение длины к ширине листовой пластинки – определяет ее вытянутость. Анализ ИФ и ИЛП позволяет представить некий общий образ листовой пластинки.

Значение ИЛП на участке Фон в период исследования варьирует в пределах 1,3–1,4 и уменьшается в градиенте техногенной трансформации почвы, приближается к 1 (Таблица 4.1). В ходе двухфакторного дисперсионного анализа установлено статистически значимое влияние уровня загрязнения почвы тяжелыми металлами на ИЛП (Таблица 4.2). Доля влияния фактора – 17,47 %. Результаты дисперсионного анализа представлены на рисунке (Рисунок 4.2).

Результаты регрессионного анализа показывают отсутствие статистически

$$F(12, 980) = 4,06; p \ll 0,001$$

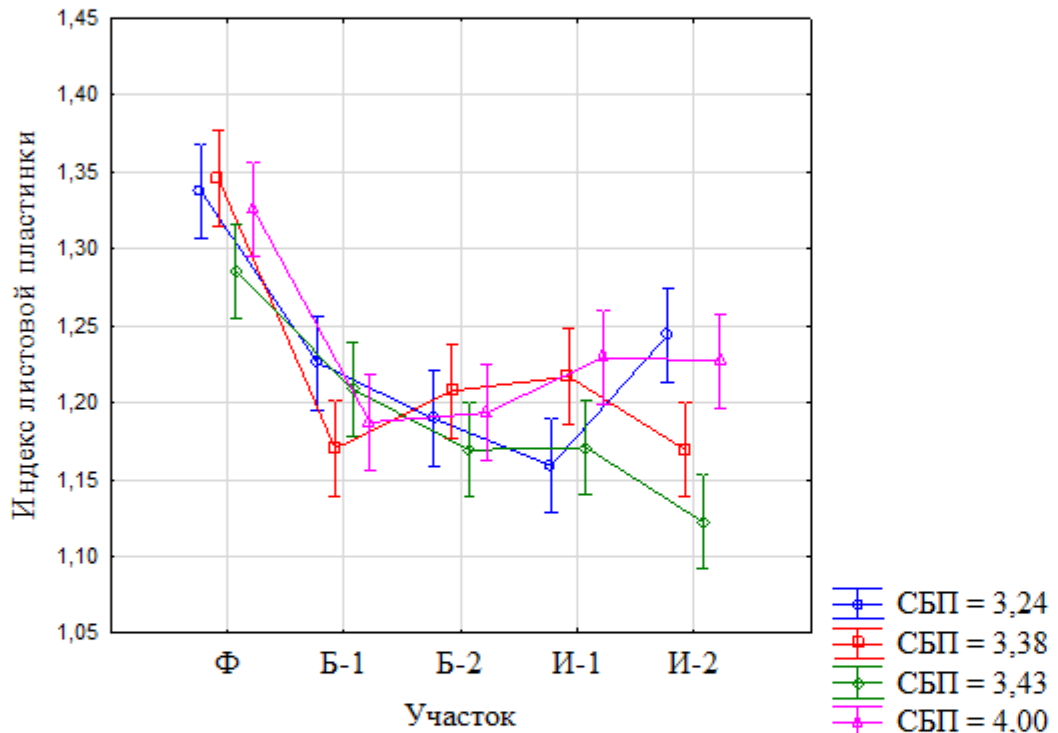


Рисунок 4.2 – Изменение ИЛП в градиенте техногенной трансформации почвы в разные вегетационные сезоны

значимой зависимости ИЛП от интегрального показателя степени благоприятности погоды почти на всех исследуемых территориях (Рисунок 4.3а). Исключение составляет участок Импакт-1, на котором неблагоприятные погодные условия приводят к снижению ИЛП у *V. pendula*, демонстрируя аналогичную техногенному стрессу реакцию растений на пессимальные погодные условия (Рисунок 4.3б).

Согласно А. А. Федорову с соавт. (Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1956), яйцевидные листья делятся на несколько типов (Таблица 4.4). С опорой на предлагаемые шаблоны был рассчитан индекс листовой пластинки различных типов листа. Диапазон индекса был вычислен исходя из значений соседних типов.

В соответствии с усредненными значениями ИЛП (Таблица 4.1) лист растений фонового участка является широкояйцевидным, буферных и импактных – округло-яйцевидным. Как было показано выше, в градиенте техногенной трансформации почвы происходит снижение ИЛП независимо от

года наблюдения. Ответная реакция на исследуемый фактор однозначна: ширина листа приближается к длине, то есть лист округляется.

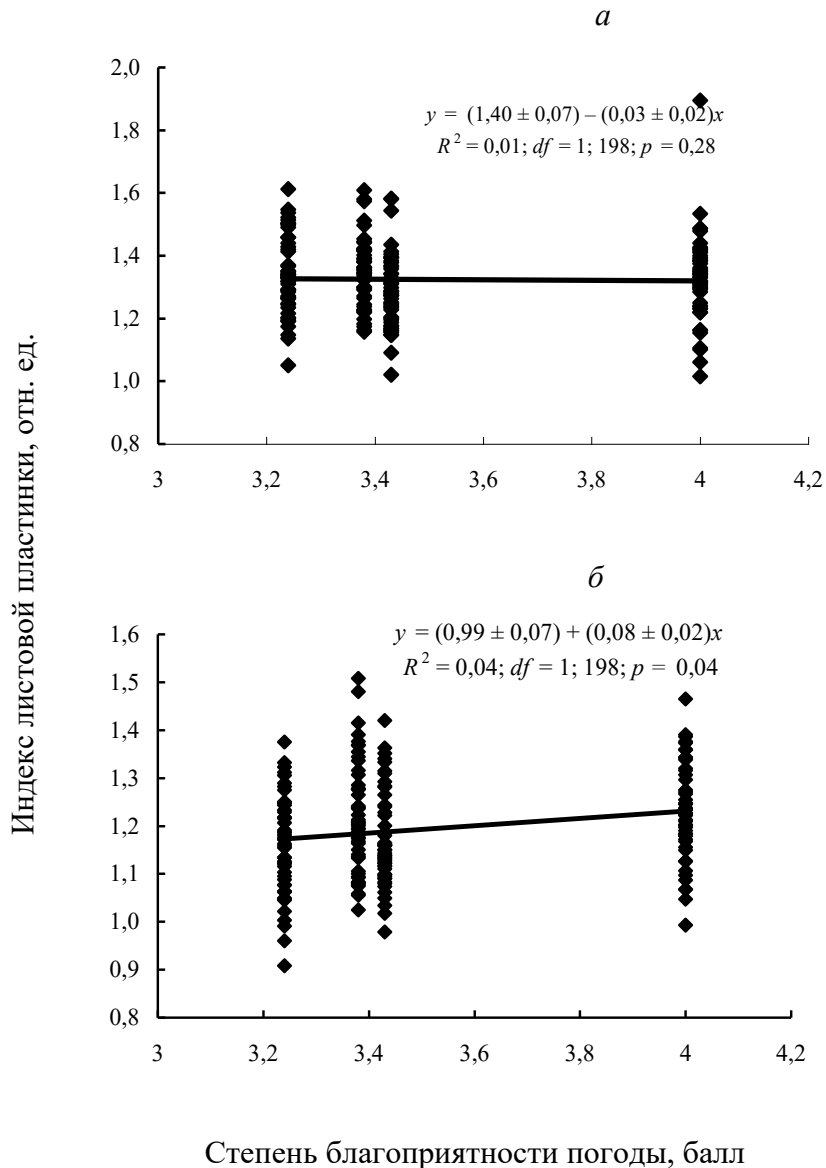


Рисунок 4.3 – Результаты регрессионного анализа зависимости ИЛП от степени благоприятности погодных условий. Участки: *a* – Фон, *б* – Импакт-1

Таблица 4.4 – Значения индекса листовой пластинки для разных типов яйцевидных листьев

Тип листа	Отношение длины к ширине *	Значение ИЛП	Диапазон ИЛП
Округло-яйцевидный	10 : 10; 10 : 9	1,0; 1,1	1,0–1,24
Широкояйцевидный	10 : 8	1,25	1,25–1,39
Яйцевидный	10 : 7; 10 : 6; 10 : 5	1,4; 1,7; 2,0	1,4–2,0
Продолговато-яйцевидный	10 : 4	2,5	2,1–2,5

Примечание – * по шаблону А. А. Федорова с соавт. (Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1956).

Индекс листовой пластинки отражает отношение длины осевой части, являющейся результатом деятельности апикальной и интеркалярной меристем, к ширине пластинки – результат деятельности маргинальной и интеркалярной меристем. Как было сказано выше, в онтогенезе листа меристематическая активность ослабевает в базипетальном направлении (Эзау, 1980). Кроме того, можно предположить, что апикальные и интеркалярные меристемы более чувствительны к загрязнению, чем маргинальные. Вероятно, результатом этого является переход от развития листьев широкояйцевидного типа на участке Фон к округло-яйцевидному на участках буферной и импактной зон. Подобной реакции ИЛП в градиенте неблагоприятности погоды не наблюдается.

Расстояние от верхушки до самой широкой части ЛП характеризует размер верхней, постепенно суживающейся части листа. Реакция *V. pendula* на неблагоприятные факторы окружающей среды по этому признаку неспецифичная: в градиентах ухудшения погодных условий и техногенной трансформации почвы наблюдается вытягивание этой части листовой пластинки (см. Таблица 4.1). В силу большей выраженности техногенного градиента по сравнению с погодным эффект вытягивания листовой пластинки в большей степени проявляется при действии эдафических факторов. Влияние исследуемых экологических факторов на данный признак статистически значимо, что подтверждено двухфакторным дисперсионным анализом (см. Таблица 4.2).

Таким образом, в градиентах техногенной трансформации почвы и неблагоприятных погодных факторов увеличивается длина верхней суживающейся части листовой пластинки. Данный параметр может быть использован для характеристики вытянутости верхушки листовой пластинки.

Вытянутость верхушки. 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 *V. pendula* по данному показателю на неблагоприятные экологические факторы неспецифична: низкие значения СБП и высокий уровень техногенной трансформации почвы приводят к повышению значений ИВВ, что

подтверждено результатами двухфакторного дисперсионного анализа (Таблица 4.2, Рисунок 4.4). В большей степени на исследуемый признак действует фактор «участок». Доля объясненной данным фактором дисперсии ИВВ составляет 18 % в отличие от 2 %, которые объяснены погодными условиями.

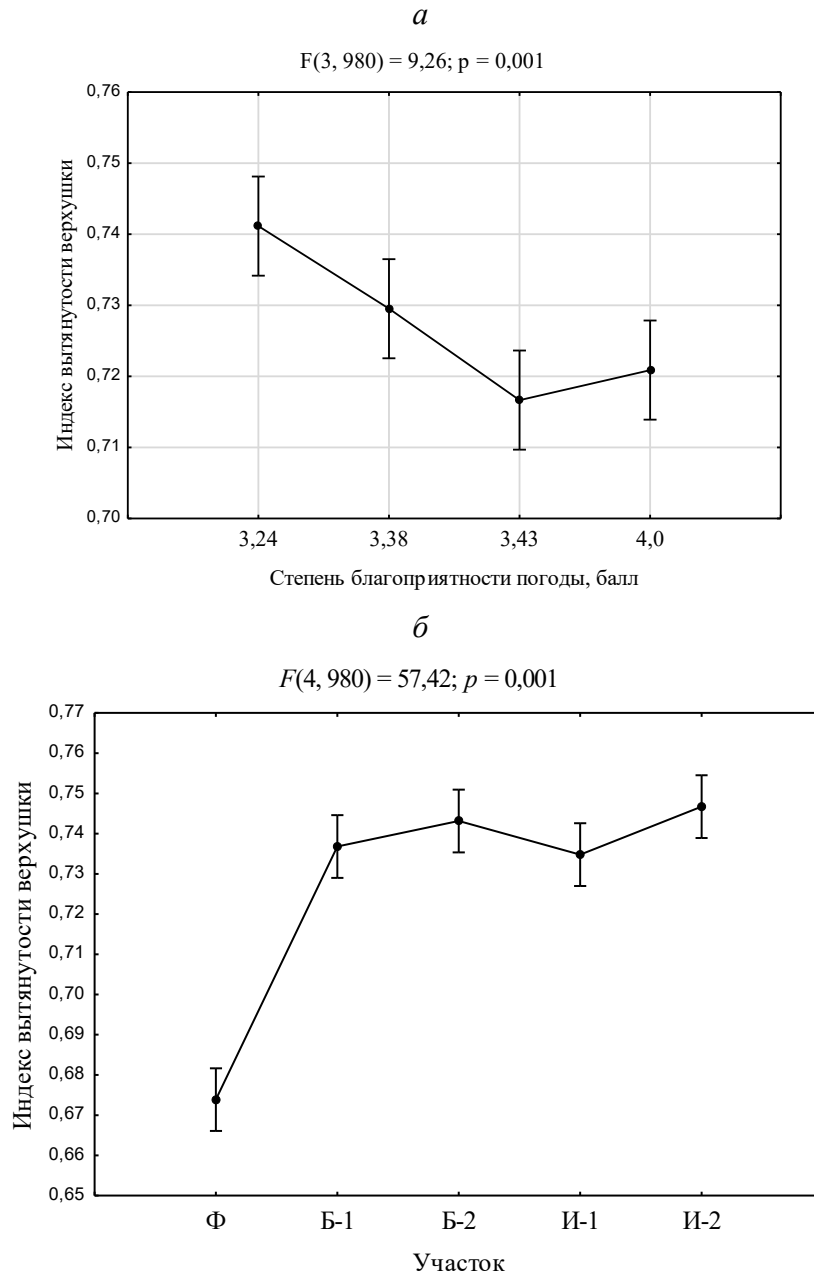


Рисунок 4.4 – Изменение индекса вытянутости верхушки листовой пластинки в градиентах погоды (*a*) и техногенной трансформации почвы (*б*)

Опираясь на схему основных форм верхушки листовой пластинки (Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1956), можно заключить, что ЛП *V. pendula* острая (заостренная) характеризуется плавным сужением к верхушке

и различным расстоянием от верхушки до самого широкого места листовой пластинки, что позволяет дифференцировать верхушку на заостренную и удлинненно заостренную. Границу этих форм можно определить по отношению расстояния от кончика до самого широкого места ЛП к ее длине. Для первого типа индекс вытянутости верхушки – менее 0,7, для второго – более 0,7. На участке Фон лист *V. pendula* имеет заостренную верхушку с переходом в удлинненно-заостренную на остальных территориях.

В отличие от градиента техногенной трансформации почвы в градиенте неблагоприятности погоды наблюдается незначительное повышение ИВВ, не сопровождающееся изменением формы листовой пластинки в части вытянутости верхушки.

Длина и ширина листовой пластинки. В градиенте загрязнения почвы тяжелыми металлами в благоприятный год (СБП = 4,0 баллов) исследуемые показатели возрастают (см. Таблица 4.1, Рисунок 4.5а). В неблагоприятный год (СБП = 3,24 балла) по сравнению с благоприятным в этом же градиенте установлено снижение исследуемых показателей.

В градиенте неблагоприятности погоды наблюдается повышение исследуемых показателей на участках фоновой и буферной зон и снижение – на территориях импактной зоны (Рисунок 4.5а, б). Последнее может быть следствием сочетанного действия неблагоприятных погодных факторов и высокого уровня загрязнения почвы тяжелыми металлами. Однако снижение происходит не всегда в соответствии с величиной степени благоприятности погоды. Возможно, это связано с тем, что используемый показатель СБП усредненный, один и тот же балл получается при разном соотношении различных погодных факторов. Сходное среднее значение СБП может получиться при разном распределении осадков по месяцам, а это важно для роста растений. Соотношение температуры и осадков может оказать различное влияние на рост растений. В такой ситуации можно анализировать отдельно результаты, полученные в благоприятные и неблагоприятные по погодным условиям годы.

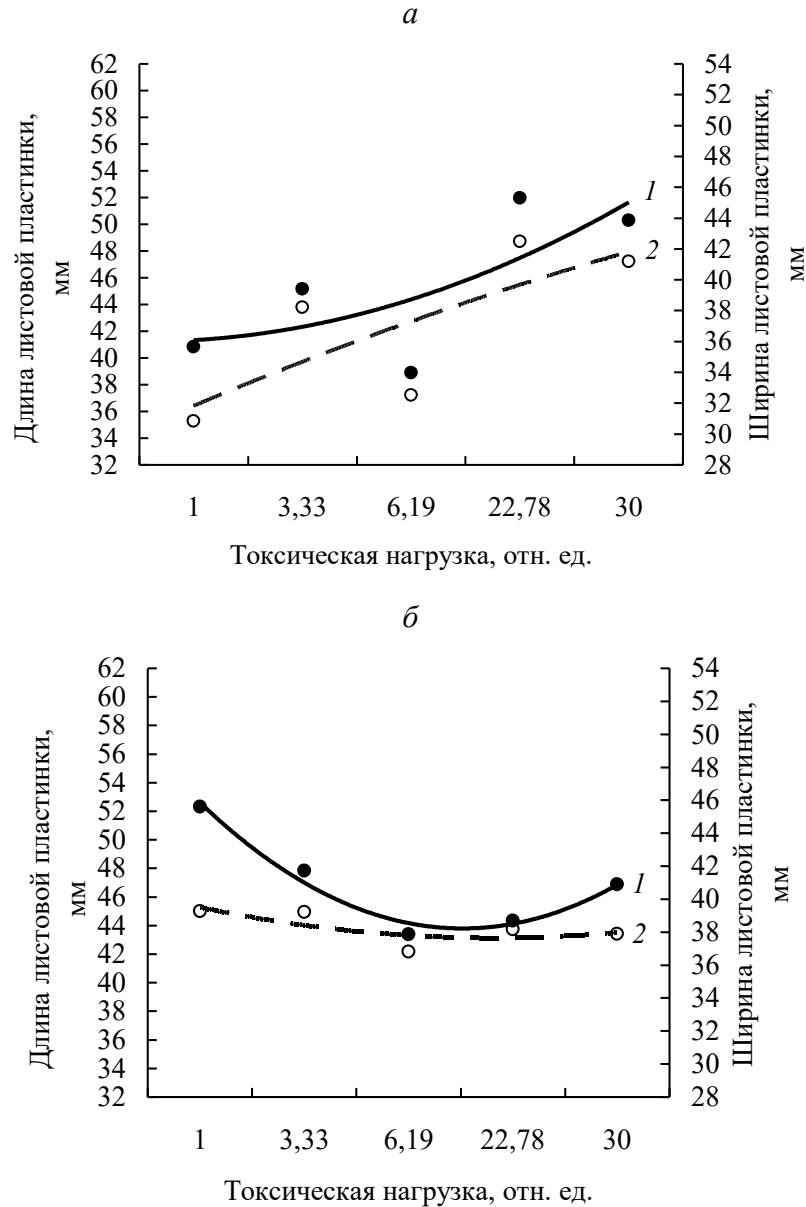


Рисунок 4.5 – Изменение длины и ширины листовой пластинки в градиенте токсической нагрузки в благоприятный (*a* – СБП = 4,0 балла) и неблагоприятный (*б* – СБП = 3,24 балла) годы.

1 – длина ЛП; *2* – ширина ЛП

Таким образом, при действии одного неблагоприятного фактора (погода или техногенная нагрузка) происходит увеличение размерных показателей, приводящих к увеличению площади листа и его ассимилирующей поверхности, что является компенсацией этого неблагоприятного воздействия. Такая же реакция показана при недостатке света. Теневые листья растения крупнее световых листьев этого же растения (Михайловская, 1977; Лотова, 2001).

Сочетанное действие двух неблагоприятных факторов (погода и техногенная нагрузка) приводит к угнетению ростовых процессов растений и, как следствие, к уменьшению размерных показателей. Это характерно для всех трех исследуемых показателей (длина, ширина ЛП, расстояние от верхушки до самого широкого места) у растений с участков импактной зоны в неблагоприятный год (см. Таблица 4.1, Рисунок 4.5б). О наибольшем вкладе в общую изменчивость исследуемых признаков сочетанного влияния факторов «год» и «участок» свидетельствуют результаты двухфакторного дисперсионного анализа (см. Таблица 4.2, Доля объясненной дисперсии, %).

Угол между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка. Самый маленький угол независимо от периода наблюдения у листьев на фоновом участке (см. Таблица 4.1). Аналогично на участке Буфер-1, за исключением значений признака в самый благоприятный по погодным условиям год, когда угол увеличивается до 55°. Техногенная трансформация почвы приводит к повышению значений исследуемого признака. В большей степени этот эффект проявляется в градиенте Фон – Буфер-2. Дальнейшее повышение техногенной нагрузки на участках Импакт-1 – Импакт-2 приводит к незначительному уменьшению значений признака, однако они все равно остаются выше фоновых значений (Рисунок 4.6).

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 (Таблица 4.1, Рисунок 4.6), и в большей степени увеличивается в градиенте техногенной трансформации почвы.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показывают статистически значимое влияние токсической нагрузки и степени благоприятности погодных условий на угол между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка, отражающий форму листовой пластинки (см. Таблица 4.2). В целом зависимость угла между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка от погодных

условий менее выражена, чем от уровня техногенной трансформации почвы, о чем свидетельствует вклад исследуемых факторов в общую изменчивость признака. Доля объясненной дисперсии фактором участок – 22 % по сравнению с 4 %, объясненными погодными условиями (см. Таблица 4.2).

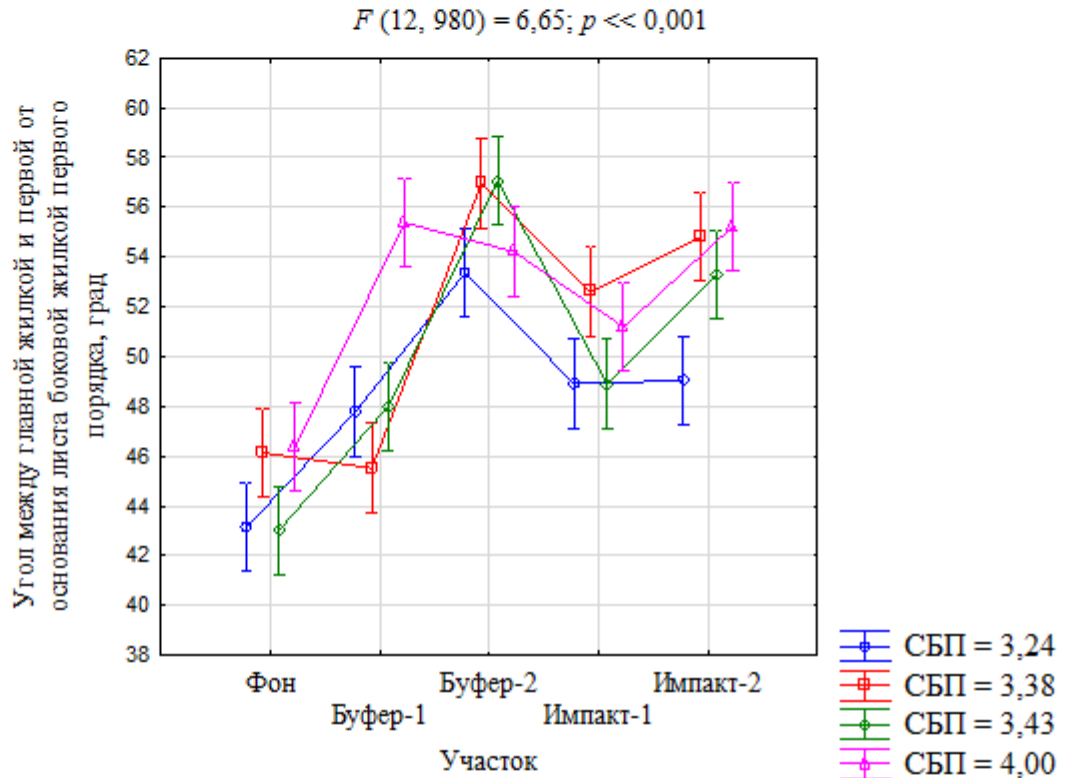


Рисунок 4.6 – Изменение угла между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка в градиенте техногенной трансформации почвы в разные годы (СБП, балл)

Анализ реакции растений на сочетанное действие исследуемых экологических факторов по признаку «угол между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка» свидетельствует о том, что в целом на всех участках в благоприятный по погодным условиям год угол больше, чем в неблагоприятный. В большей степени это выражено на участках импактной зоны. Высокий уровень техногенной нагрузки и неблагоприятные погодные условия приводят к уменьшению угла у листовых пластинок растений, произрастающих на участках импактной зоны (Рисунок 4.6).

По углу отхождения жилок первого порядка от центральной можно судить о форме основания ЛП. Меньшие значения угла свидетельствуют о большей

вытянутости основания ЛП. Опираясь на схему «Важнейшие формы основания листовой пластинки» (Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1956) и результаты наших исследований, можно охарактеризовать основание ЛП у растений с исследуемых участков. Визуальный анализ материала свидетельствует о том, что основания листьев у березы можно отнести к двум формам – округленно-клиновидной и усеченной. Сопоставление признаков «угол» и «форма основания» показывает, что угол менее 50° соответствует округленно-клиновидному основанию, более 50° – усеченному. На фоновом участке основание листа характеризуется как округленно-клиновидное (угол $43\text{--}46^\circ$). У растений с техногенно нарушенных территорий в наиболее благоприятный по погодным условиям год исследуемый признак в среднем составляет от 51 до 55° – основание листовой пластинки характеризуется как усеченное. Неблагоприятные погодные условия приводят к уменьшению угла до $47\text{--}49^\circ$. Основание листа в этом случае становится округленно-клиновидным. Исключение составляют растения с участка Буфер-2.

В условиях высокой техногенной трансформации почвы отмечены значительные межгодовые колебания исследуемого показателя (Рисунок 4.6) и переход формы основания листовой пластинки от усеченной к округленно-клиновидной. Растения фонового участка менее чувствительны к погоде по исследуемому признаку. В течение всего исследуемого периода у них сохраняется округленно-клиновидное основание. Более чувствительны к погодным факторам по этому признаку растения с техногенно нарушенных территорий.

Индекс листа (ИЛ) – отношение длины листовой пластинки к длине черешка. В благоприятный год с ростом загрязнения на участках индекс листа уменьшается (Рисунок 4.7а). Это является следствием различного увеличения длины листовой пластинки и черешка: удлинение черешка выражено в большей степени, чем листовой пластинки (Рисунок 4.7в).

В максимально неблагоприятный по погодным условиям год (СБП = 3,24 балла) высокие значения индекса листа отмечены на участках Фон и Импакт-2.

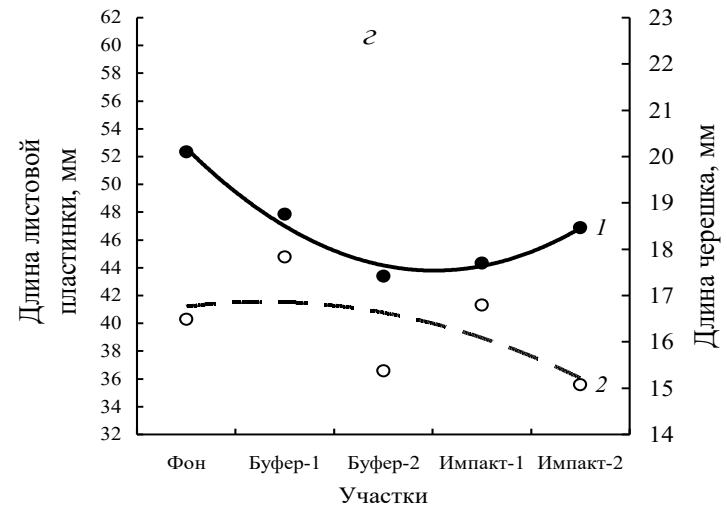
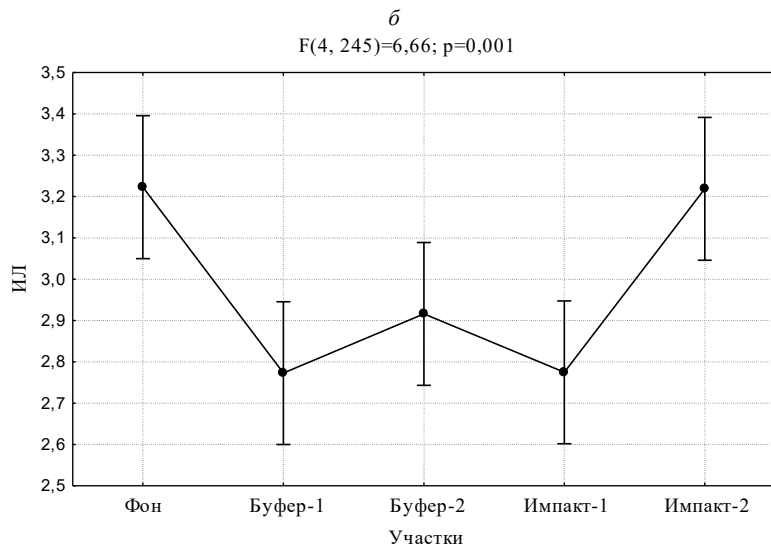
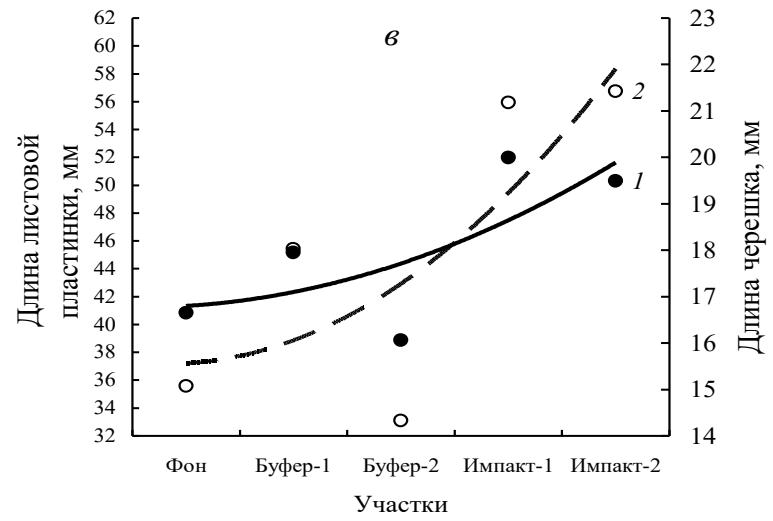
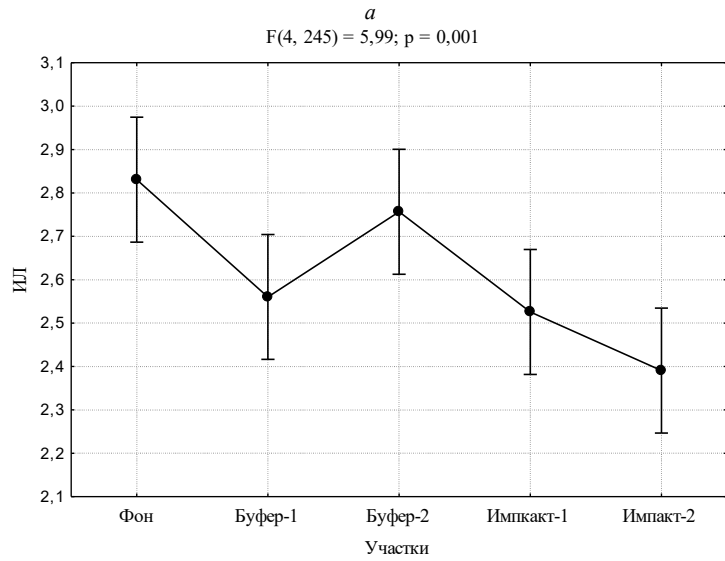


Рисунок 4.7 – Изменение параметров листа в градиенте техногенной трансформации почвы в благоприятный (*a, в*) и неблагоприятный (*б, г*) годы. 1 – длина листовой пластинки, 2 – длина черешка

Низкие значения показателя зафиксированы на участках Буфер-1 – Импакт-1 (Рисунок 4.7б). На этих территориях в неблагоприятный год уменьшается длина листовой пластинки и увеличивается длина черешка (Рисунок 4.7г). Значения мерных признаков приближаются друг к другу. В большей степени эффект выражен на участках Буфер-1 и Импакт-1. Это приводит к снижению индекса листа у растений этих территорий. У растений с фонового и максимально загрязненного участка в этот год листовая пластинка в длину растет активнее, чем черешок.

Кроме того, на фоновой территории в неблагоприятный год длина листовых пластинок превосходит таковую у листьев растений с техногенно трансформированных территорий. Размеры же черешка в меньшей мере превышают эти исследуемые параметры у листьев с других участков. У растений максимально загрязненного участка проявляется сочетанное действие неблагоприятных факторов (погода и техногенное загрязнение), которое выражается в меньших размерах осевых признаков листа по сравнению с растениями фоновой территории, хотя отношение длины листовой пластинки к длине черешка сохраняется аналогично фоновому.

Влияние погодных и эдафических условий на индекс листа подтверждено методом двухфакторного дисперсионного анализа (Таблица 4.2). При этом погода оказывает даже незначительно большее влияние на изменчивость индекса листа по сравнению с техногенной трансформацией почвы. Отметим, что в большей мере межгодовые изменения данного признака характерны для растений с максимально загрязненного участка и наиболее четко проявляются в максимально различающихся по погодным условиям годы (Рисунок 4.8).

Зависимость ИЛ у растений максимально загрязненного участка от степени благоприятности погодных условий подтверждена результатами регрессионного анализа (Рисунок 4.9). Установлено, что при снижении степени благоприятности погодных условий наблюдается увеличение ИЛ, что связано на Фоне с большим удлинением листовой пластинки по сравнению с черешком, на Импакте – с большим уменьшением длины черешка, чем листовой пластинки.

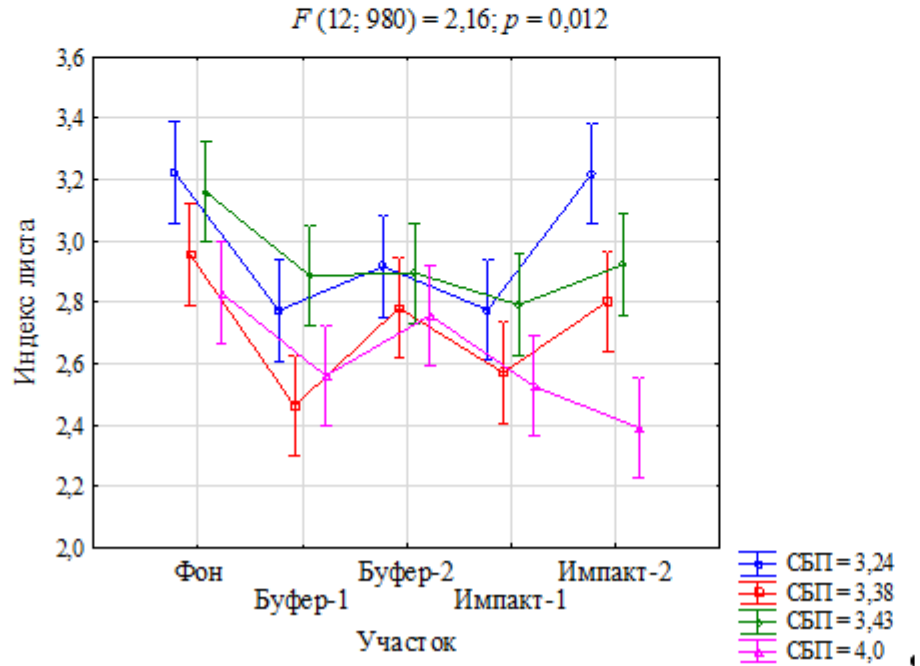


Рисунок 4.8 – Изменение индекса листа в градиенте техногенной трансформации почвы

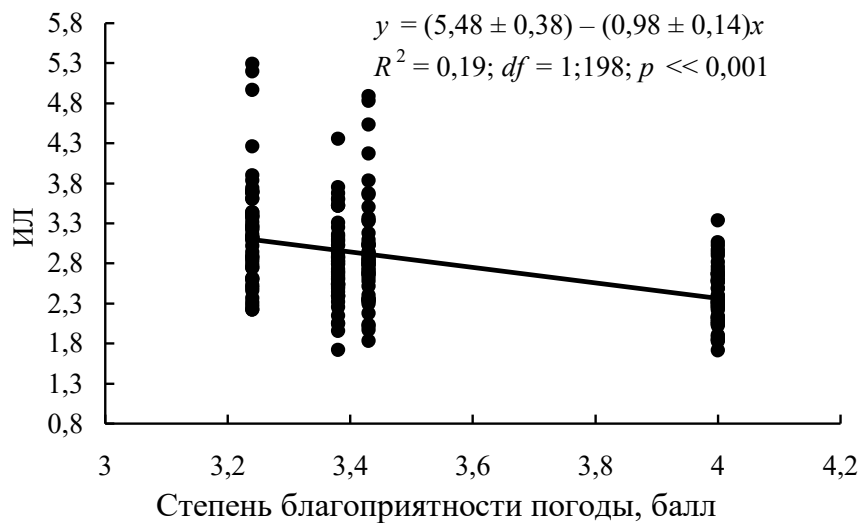


Рисунок 4.9 – Зависимость индекса листа от степени благоприятности погоды

На основе выполненного анализа усредненных признаков листа, определяющих его форму, можно заключить, что из двух рассмотренных экологических факторов более значимым оказывается эдафический, что может быть обусловлено его большим градиентом. Токсическая нагрузка изменяется в 30 раз, степень благоприятности погоды – только в 1,2 раза. Как правило, мы регистрируем эффект сочетанного действия неблагоприятных погодных факторов и техногенной трансформации окружающей среды, связанной

с загрязнением почвы тяжелыми металлами. В большей степени этот эффект проявляется на максимально загрязненной территории и выражается в значительных межгодовых колебаниях исследуемых признаков.

Действие одного неблагоприятного фактора (погоды или техногенной нагрузки) приводит к увеличению размеров листа. Сочетанное действие неблагоприятной погоды и техногенной трансформации почвы способствует уменьшению размерных показателей листа.

В исследуемом градиенте техногенной трансформации среды, связанной с загрязнением почвы тяжелыми металлами, происходит изменение формы листовой пластинки *B. 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 участках наблюдается изменение формы основания листовой пластинки от усеченной до округленно-клиновидной.

4.2 Дифференциация листьев по морфологическим показателям в исследуемых экологических градиентах

4.2.1 Дискриминация листьев растений с исследуемых территорий

Проведена редукция морфологических признаков (индекс формы – ИФ, индекс листовой пластинки – ИЛП, индекс листа – ИЛ, длина листовой пластинки – ДЛП, ширина листовой пластинки – ШЛП, длина черешка – ДЧ, индекс вытянутости верхушки – ИВВ, угол между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка – Уг), определяющих форму листа *B. pendula*. Выделение группы диагностических признаков выполнено факторным анализом (методы: главных компонент и факторов максимальной вероятности; вращение (поворот): варимаксимальное нормализованное).

Суммарная информативность двух факторов (F1 и F2), выделенных методом главных компонент, независимо от года наблюдения – 63–68 %, то есть выделенные факторы объясняют более 63 % суммарной дисперсии формы листа (Таблица 4.5).

Таблица 4.5 – Факторные нагрузки статистически значимых морфологических признаков на главные компоненты

Признаки	Главные компоненты							
	СБП = 3,24		СБП = 3,38		СБП = 3,43		СБП = 4,0	
	F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2
ИФ	0,108	0,170	0,204	0,515	0,116	0,567	0,353	0,684
ИЛП	0,163	-0,769	0,010	-0,782	0,353	0,267	0,096	-0,660
ИЛ	-0,105	-0,781	-0,124	-0,673	0,355	0,767	-0,217	-0,430
ДЛП	0,917	-0,359	0,964	-0,224	0,979	-0,103	0,977	-0,099
ШЛП	0,881	0,121	0,921	0,168	0,826	-0,264	0,891	0,201
ДЧ	0,750	0,410	0,825	0,305	0,436	-0,782	0,840	0,194
Уг	-0,178	0,569	-0,101	0,496	-0,274	0,570	0,025	0,850
ИВВ	0,904	-0,224	0,941	0,008	0,944	0,174	0,944	0,169
Собственные значения	3,078	1,916	3,411	1,747	3,062	2,029	3,527	1,926
Доля дисперсии	0,385	0,240	0,426	0,218	0,383	0,254	0,441	0,241
Доля общей дисперсия	0,625		0,644		0,637		0,682	

Примечание – полужирным шрифтом выделены показатели максимальных факторных нагрузок.

Фактор 1 объясняет от 38 до 44 % дисперсии в разные годы наблюдения, Фактор 2 – от 22 до 25 %. Положительный полюс первого фактора независимо от года наблюдения определяется ДЛП, ШЛП, ИВВ и, как правило, ДЧ (Рисунок 4.10). Взаимная корреляция этих признаков обуславливает наибольшую долю дисперсии формы листа.

Во втором факторе положительный полюс факторных нагрузок приходится на Угол (Рисунок 4.10а – г). Вклад этого признака в F2 значим в благоприятный год (Таблица 4.5). Отрицательный полюс факторных нагрузок в F2 приходится на ИЛП и ИЛ как в неблагоприятные (Рисунок 4.10а, б), так и в благоприятный годы (Рисунок 4.10г).

Таким образом, переменные имеют большие факторные нагрузки для первого фактора (ДЛП, ШЛП, ИВВ, ДЧ) и меньшие – для второго (неблагоприятные годы – ИЛП, ИЛ, благоприятные – Угол). Исходя из всего вышесказанного, можно заключить, что F1 отражает размеры листа, F2 – форму основания листа. Таким образом, изменчивость формы листа определяется в большей степени его размерами.

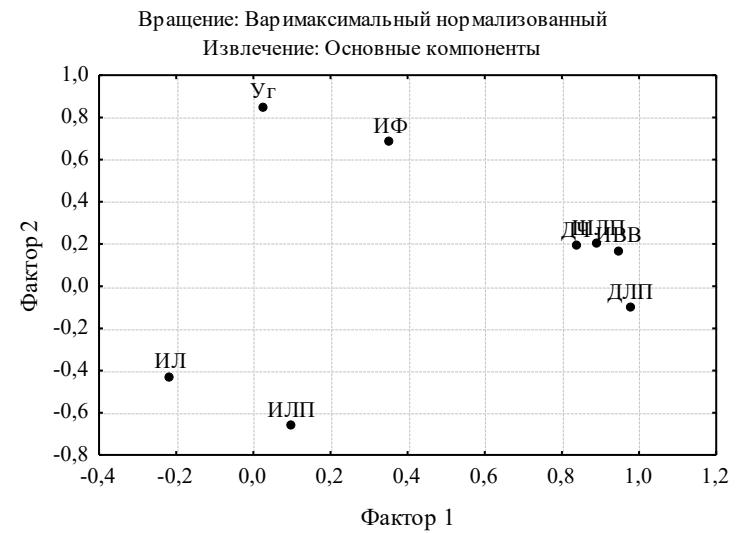
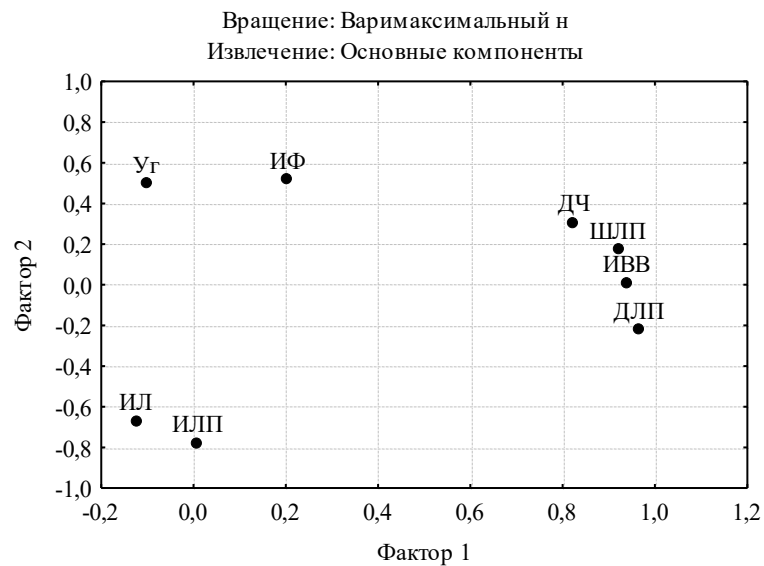
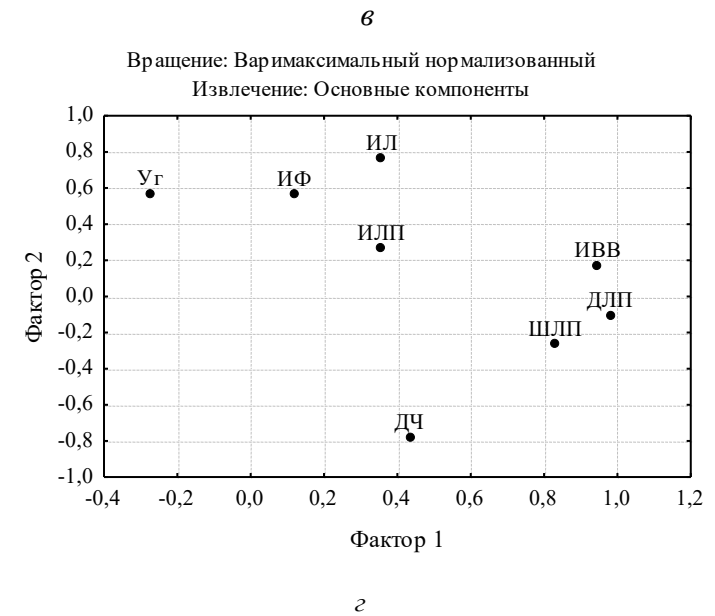
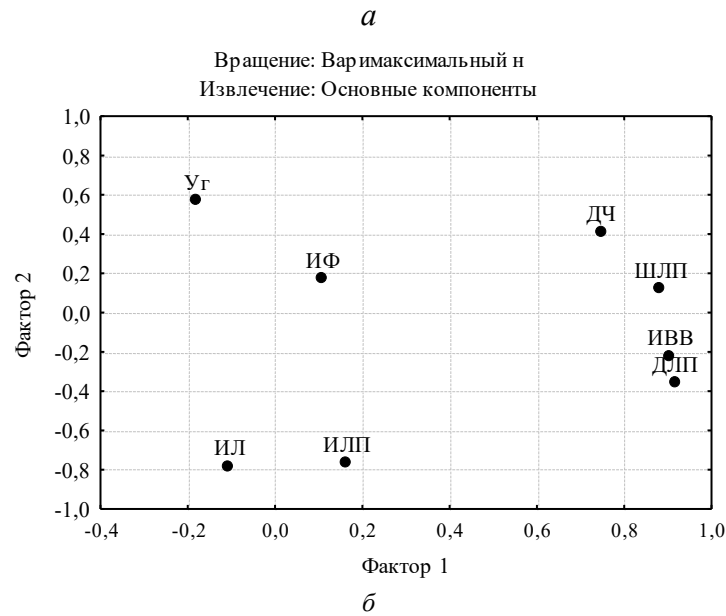


Рисунок 4.10 – Результаты факторного анализа диагностических признаков, определяющих форму листа СБП, балл: *a* – 3,24; *б* – 3,38; *в* – 3,43; *г* – 4,0

С целью разделения листьев с разных участков и в разные годы наблюдения на основании комплекса признаков (ИФ, ИЛП, ИЛ, ДЛП, ШЛП, ДЧ, Уг, ИВВ) проведен канонический дискриминантный анализ. Анализ выполнен по совокупности всего материала за все годы наблюдения.

На первом этапе проведена дискриминация листьев с разных участков. Различия листьев у растений с исследуемых территорий статистически высокосignимы (статистика Уилкса лямбда = 0,42; $F(32; 3634) = 30,144$; $p < 0,001$). Все восемь исследуемых признаков информативны (Уилкса лямбда = 0,424–0,490; $p < 0,05$ –0,001) и позволяют разделить исследуемые территории. Наибольший вклад в разделение листьев растений с разных участков дают ИВВ (Уилкса лямбда = 0,490; $p \ll 0,001$), ИФ (Уилкса лямбда = 0,473; $p \ll 0,001$), угол (Уилкса лямбда = 0,460; $p \ll 0,001$), ДЛП (Уилкса лямбда = 0,440; $p \ll 0,001$), ШЛП (Уилкса лямбда = 0,43; $p \ll 0,001$).

Результаты попарных сравнений разных участков (F -критерий Фишера, квадраты расстояний Махаланобиса (MSD)) по комплексу признаков листа свидетельствуют о высокосignимых различиях между ними. Минимальное различие между листьями с участков Фон и Буфер-1 (MSD = 3,683 отн. ед.; $F(8; 986) = 45,259$; $p < 0,001$), Фон и Импакт-1 (MSD = 3,333 отн. ед.; $F(8; 986) = 41,058$; $p < 0,001$). Листья *V. pendula*, произрастающей на участке Импакт-2, отличаются от растений с фонового участка в большей степени (MSD = 4,300 отн. ед.; $F(8; 986) = 52,976$; $p < 0,001$). Еще больше отличаются листья у растений с участков Фон и Буфер-2 (MSD = 5,093 отн. ед., $F(8; 986) = 62,585$; $p < 0,001$).

Классификационные функции вычислены методом канонической корреляции. Выделено четыре корня канонической корреляции, соответствующие дискриминантным функциям. В ходе канонического анализа проведена проверка статистической значимости дискриминантных функций критерием хи-квадрат с удаленными последовательными корнями. Установлено, что статистически значимы все четыре дискриминантные функции. Но наиболее четкое разделение участков по первой ($\chi^2 = 859,04$; $df = 32$; $p < 0,001$) и второй

($\chi^2 = 404,64$; $df = 21$; $p < 0,001$) дискриминантным функциям. Третья ($\chi^2 = 199,15$; $df = 12$; $p < 0,001$) и четвертая дискриминантные функции ($\chi^2 = 48,96$; $df = 5$; $p < 0,001$) разделяют участки в меньшей степени.

В таблице (Таблица 4.6) представлен вклад соответствующих признаков в значение каждой канонической переменной. Видно, что первая дискриминантная функция определяется главным образом ДЛП и ИВВ. Доля общей дисперсии, объясненной первым корнем, – 0,57. Вторая дискриминантная функция определяется ДЛП и ШЛП. Суммарная доля дисперсии, объясненной Корнем 1 и Корнем 2, – 0,79. Третья дискриминантная функция определяется ИВВ, ШЛП, ИФ, четвертая – ДЛП, ШЛП, ИЛП, ДЧ. Суммарная доля общей дисперсии, объясненной Корнем 3 и Корнем 4, – не более 0,20.

Таблица 4.6 – Вклад морфологических признаков в значение канонической переменной (стандартизированные коэффициенты для канонических переменных)

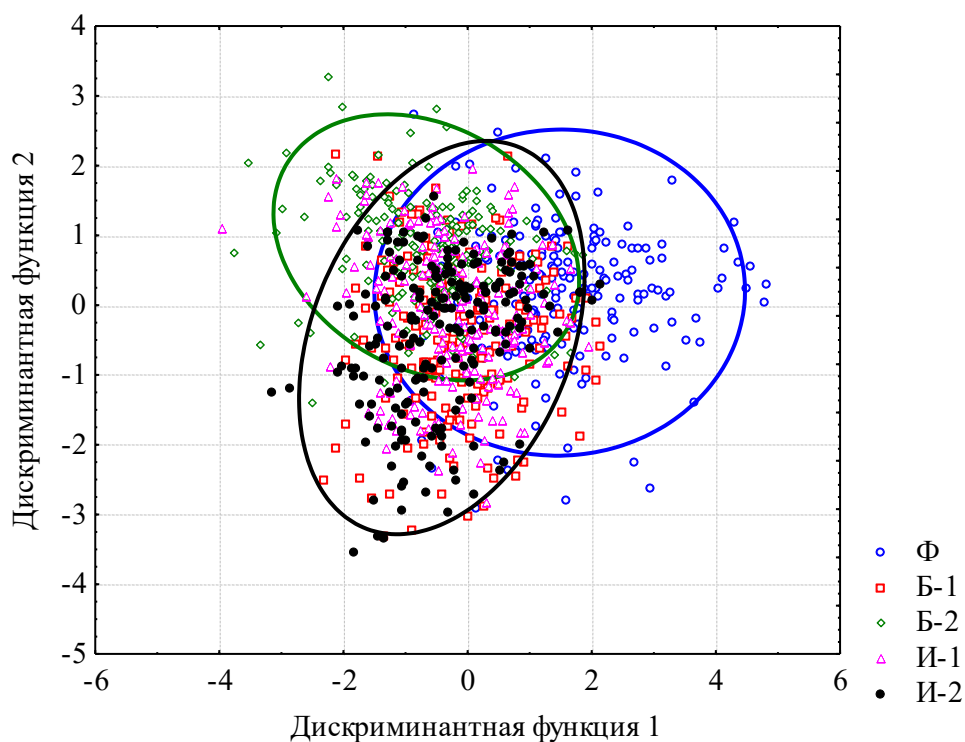
Признаки	Канонические переменные			
	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4
ИФ	-0,004	0,433	-1,149	0,658
ИЛП	0,358	-0,811	-0,914	-1,631
ИЛ	-0,243	-0,197	-0,421	0,759
ДЛП	2,014	3,141	-0,587	2,227
ШЛП	-0,341	-2,248	-1,654	-3,047
ДЧ	-0,396	-0,544	-0,348	1,547
Угол	-0,357	0,374	-0,355	-0,575
ИВВ	-1,379	-1,547	2,323	-0,704
Собственные значения	0,583	0,231	0,164	0,051
Накопленный процент	0,567	0,791	0,951	1,000

Примечание – полужирным выделены признаки, которые вносят наибольший вклад в значение канонической переменной.

Анализ средних значений канонических функций показывает, что первая каноническая переменная разделяет участки на две группы: Фон и все остальные. Вторая также на две группы – Буфер-2 и остальные участки (Таблица 4.7). Распределение листьев с деревьев из пяти локалитетов в каноническом пространстве представлено на рисунке (Рисунок 4.11).

Таблица 4.7 – Средние значения канонических функций

Участки	Канонические переменные			
	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4
Фон	1,484	0,180	-0,076	-0,041
Буфер-1	-0,148	-0,454	0,696	-0,073
Буфер-2	-0,665	0,829	0,074	-0,106
Импакт-1	-0,252	-0,087	-0,144	0,433
Импакт-2	-0,416	-0,465	-0,547	-0,214

Рисунок 4.11 – Распределение листьев *V. pendula* из пяти локалитетов в плоскости дискриминантных функций

Точность разделения листьев *V. pendula* по принадлежности к исследуемым участкам составляет 49,75 % (Таблица 4.8). Самая высокая точность выделения листьев с участков Фон и Буфер-2. Правильно идентифицированы листья в 72,86 и 63,82 % случаев соответственно.

На участке Фон 145 листьев определены как принадлежащие к деревьям с этого участка, 18 – как с Буфер-1, 16 – как с Буфер-2, 14 – как с Импакт-1, 6 – как с Импакт-2. При выделении листьев с участка Буфер-2 – 127 (63,82 %) идентифицированы верно. От 14 до 23 листьев идентифицированы как принадлежащие к другим локалитетам. В выделении листьев с остальных участков наблюдается большее число ошибок.

Таблица 4.8 – Оценка эффективности определения принадлежности листьев к исследуемым территориям по дискриминантным функциям

Участки	% эффективности	Фон $p = 0,198$	Буфер -1 $p = 0,198$	Буфер-2 $p = 0,198$	Импакт-1 $p = 0,202$	Импакт-2 $p = 0,202$
Фон	72,86	145	18	16	14	6
Буфер-1	35,18	26	70	34	43	26
Буфер-2	63,82	14	21	127	23	14
Импакт-1	31,00	25	11	55	62	47
Импакт-2	46,00	29	13	32	34	92
Итого	49,75	239	133	264	176	185

4.2.2 Дискриминация листьев растений в исследуемые годы наблюдений

На втором этапе проведена дискриминация листьев по годам (СБП = 3,24–4,00 балла). Различия листьев у растений в разные годы наблюдения так же, как и в градиенте техногенной трансформации почвы, статистически высокозначимы (статистика Уилкса лямбда = 0,753; $F(24; 2860) = 12,263$; $p < 0,001$). Информативны в этом случае только четыре из восьми исследуемых признаков: ИВВ (Уилкса лямбда = 0,824; $p \ll 0,001$), Угол (Уилкса лямбда = 0,816; $p \ll 0,001$), ИФ (Уилкса лямбда = 0,784; $p \ll 0,001$), ДЧ (Уилкса лямбда = 0,764; $p < 0,002$). Статистически незначимые предикторы ($p > 0,05$) в дальнейшем анализе не учитывали.

Наибольшие различия по комплексу признаков листа показаны между неблагоприятным и благоприятным годами (MSD = 0,964 отн. ед.; $F(4; 990) = 29,746$; $p \ll 0,001$). Минимальные – между неблагоприятным и средним по степени благоприятности (СБП = 3,38 балла) годом (MSD = 0,135 отн. ед.; $F(4; 990) = 4,170$; $p < 0,002$).

Статистически значимы два корня канонической корреляции из трех: наиболее четкое разделение исследуемых лет по первой ($\chi^2 = 143,544$; $df = 12$; $p \ll 0,001$) дискриминантной функции; по второй различия слабые ($\chi^2 = 19,665$; $df = 6$; $p < 0,003$).

Первая дискриминантная функция определяется ДЧ, ИВВ и Углом, вторая – ИФ. Кумулятивный эффект первой и второй дискриминантных функций – 99,2 %. Факторная структура (доли факторов на новые оси) следующая: по первой дискриминантной функции: Угол – 53,0 % и ДЧ – 46,5 %;

по второй дискриминантной функции: ИФ – 75,9 %, ИВВ – 75,2 %.

Первая каноническая переменная дискриминирует листья с деревьев в благоприятный и неблагоприятный год (Рисунок 4.12).

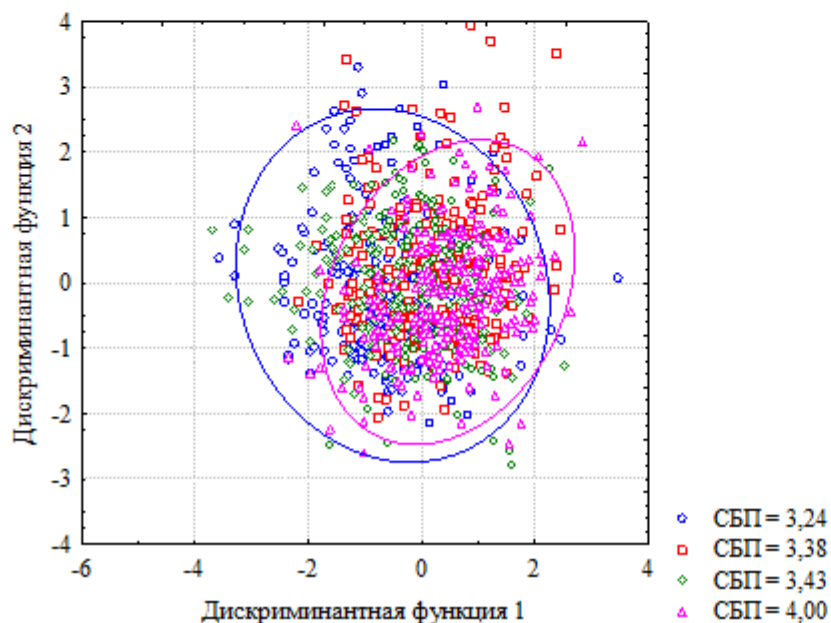


Рисунок 4.12 – Распределение листьев *V. pendula* разных лет наблюдения в плоскости дискриминантных функций

Таким образом, листья в крайние по степени благоприятности погоды годы оптимально дискриминируются по признакам ИВВ, ДЧ, Угол. Точность разделения листьев *V. pendula* в разные годы составляет 36,71 %. Самая высокая точность выделения листьев в крайние по степени благоприятности годы (Таблица 4.9). Правильно идентифицированы листья в 52–54 % случаев.

Таблица 4.9 – Оценка эффективности дискриминации листьев по годам наблюдения

СБП, балл	% эффективности	Степень благоприятности погоды, балл			
		3,24 $p = 0,248$	3,38 $p = 0,251$	3,43 $p = 0,251$	4,0 $p = 0,251$
3,24	53,85	133	35	30	49
3,38	30,80	67	77	25	81
3,43	10,40	92	56	26	76
4,0	52,00	44	59	17	130
Итого	36,71	336	227	98	336

В благоприятный и неблагоприятный годы по 130 листьев из 199 относятся непосредственно к этим годам. В выделении листьев в средние по степени благоприятности годы наблюдается большее число ошибок.

Таким образом, проведенный анализ показывает неоднородность исследуемых выборок по составу листьев разного типа. Как в градиенте техногенной трансформации почвы на разных участках, так и в градиенте неблагоприятности погоды в разные годы возможны и специфичные для конкретной выборки, и общие для разных выборок типы листьев.

Для конкретизации установленного факта проведен анализ морфотипов листовой пластинки всего объема изучаемых листьев. Оценена доля каждого морфотипа с целью выявления структуры их доминирования и уровня разнообразия на исследуемых территориях в разные годы.

4.2.3 Характеристика морфотипов листовой пластинки *B. pendula* с разных участков в различающиеся по погодным условиям годы

Для характеристики морфотипов листовой пластинки нами взяты более стабильные морфологические признаки, определяющие ее контуры. ИЛП характеризует форму листовой пластинки, угол между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка характеризует основание листовой пластинки и ИВВ характеризует форму верхушки.

По индексу формы все листья относятся к различным вариантам яйцевидного типа. В связи с этим взяли классификацию листьев по индексу листовой пластинки для яйцевидных листьев. Согласно А. А. Федорову с соавт. (Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1956), яйцевидные листья по соотношению длины к ширине делятся на несколько типов.

Анализ всего имеющегося материала позволил нам выделить 12 морфотипов листа. У каждого листа был определен морфотип по трем признакам: форма листа по индексу листовой пластинки, форма верхушки по индексу вытянутости верхушки и форма основания по углу между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка. Визуальное представление о выделенных морфотипах листовой пластинки дает рисунок (Рисунок 4.13).



322 – яйцевидный с
усеченным основанием
с удлинено-
заостренной верхушкой



321 – яйцевидный с
усеченным основанием с
заостренной верхушкой



312 – яйцевидный с
округленно-клиновидным
основанием с удлинено-
заостренной верхушкой



311 – яйцевидный с
округленно-клиновидным
основанием с заостренной
верхушкой



222 – широко-
яйцевидный с
усеченным основанием
с удлинено-
заостренной верхушкой



221 – широко-
яйцевидный с усеченным
основанием с
заостренной верхушкой



212 – широко-
яйцевидный с
округленно-клиновидным
основанием с удлинено-
заостренной верхушкой



211 – широко-яйцевидный с
округленно-клиновидным
основанием с заостренной
верхушкой



122 – округло-
яйцевидный с
усеченным основанием
с удлинено-
заостренной верхушкой



121 – округло-
яйцевидный с усеченным
основанием с
заостренной верхушкой



112 – округло-
яйцевидный с
округленно-клиновидным
основанием с удлинено-
заостренной верхушкой



111 – округло-яйцевидный с
округленно-клиновидным
основанием с заостренной
верхушкой

Рисунок 4.13 – Морфотипы листовой пластинки *B. pendula*

Шифр морфотипов составлен из трех цифр. Первая соответствует порядковому номеру типа листа по ИЛП:

- округло-яйцевидный (ИЛП = 1,0–1,24) – 1;
- широкояйцевидный (ИЛП = 1,25–1,39) – 2;
- яйцевидный (ИЛП = 1,4–2,0) – 3.

Вторая дана по форме основания:

- округленно-клиновидное (угол между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка $< 50^\circ$) – 1;
- усеченное (угол между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка $> 50^\circ$) – 2.

Третья – по форме верхушки:

- с заостренной верхушкой (ИВВ $< 0,7$) – 1;
- с удлинненно-заостренной верхушкой (ИВВ $> 0,7$) – 2.

Если рассматривать лист с позиции особи (Корона, Васильев, 2007), то можно проанализировать изменение количества, разнообразия, выраженного через индекс Шеннона (H), и структуры доминирования его морфотипов в градиентах техногенной трансформации почвы и неблагоприятности погоды.

В благоприятный год в градиенте техногенной трансформации почвы наблюдается уменьшение количества морфотипов с 11 до 8 и снижение уровня разнообразия 2,02 до 1,52 (Рисунок 4.14а).

Наблюдаются различия по доле преобладающего морфотипа листовой пластинки (Рисунок 4.15а). На фоне преобладающий тип резко отличается от других, доля его участия в общей выборке – менее 0,5 отн. ед., на участках буферной зоны доля преобладающего типа составляет 0,5 отн. ед. и более. В импактной зоне доля доминанта – менее 0,5 отн. ед., но появляется содоминант. Суммарно доля доминантного и содоминантного морфотипов листовой пластинки на участках импактной зоны – выше 0,5 отн. ед.

В благоприятный год наблюдается преимущественное доминирование листьев разных морфотипов: в фоновой зоне – это листья широкояйцевидные

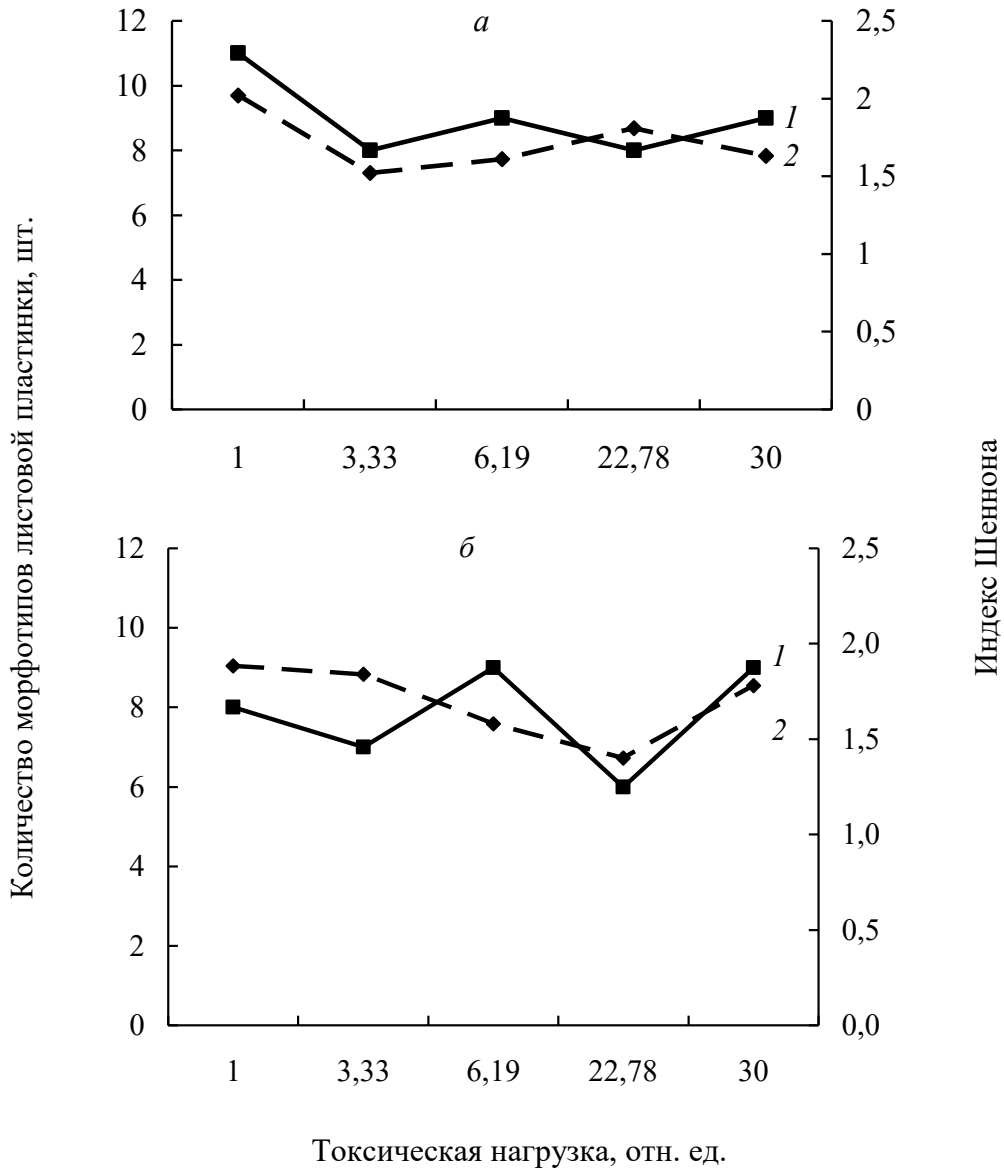


Рисунок 4.14 – Изменение количества морфотипов листовой пластинки (1) и индекса разнообразия Шеннона (2) в градиенте техногенной трансформации почвы в благоприятный (а) и неблагоприятный годы (б)

с округленно-клиновидным основанием с заостренной верхушкой (211 тип); в буферной – округло-яйцевидные с усеченным основанием с удлинено-заостренной верхушкой (122 тип); в импактной – наряду с доминирующим морфотипом буферной зоны в большом количестве развиваются широкояйцевидные с усеченным основанием и удлинено-заостренной верхушкой (типы: 122 + 222).

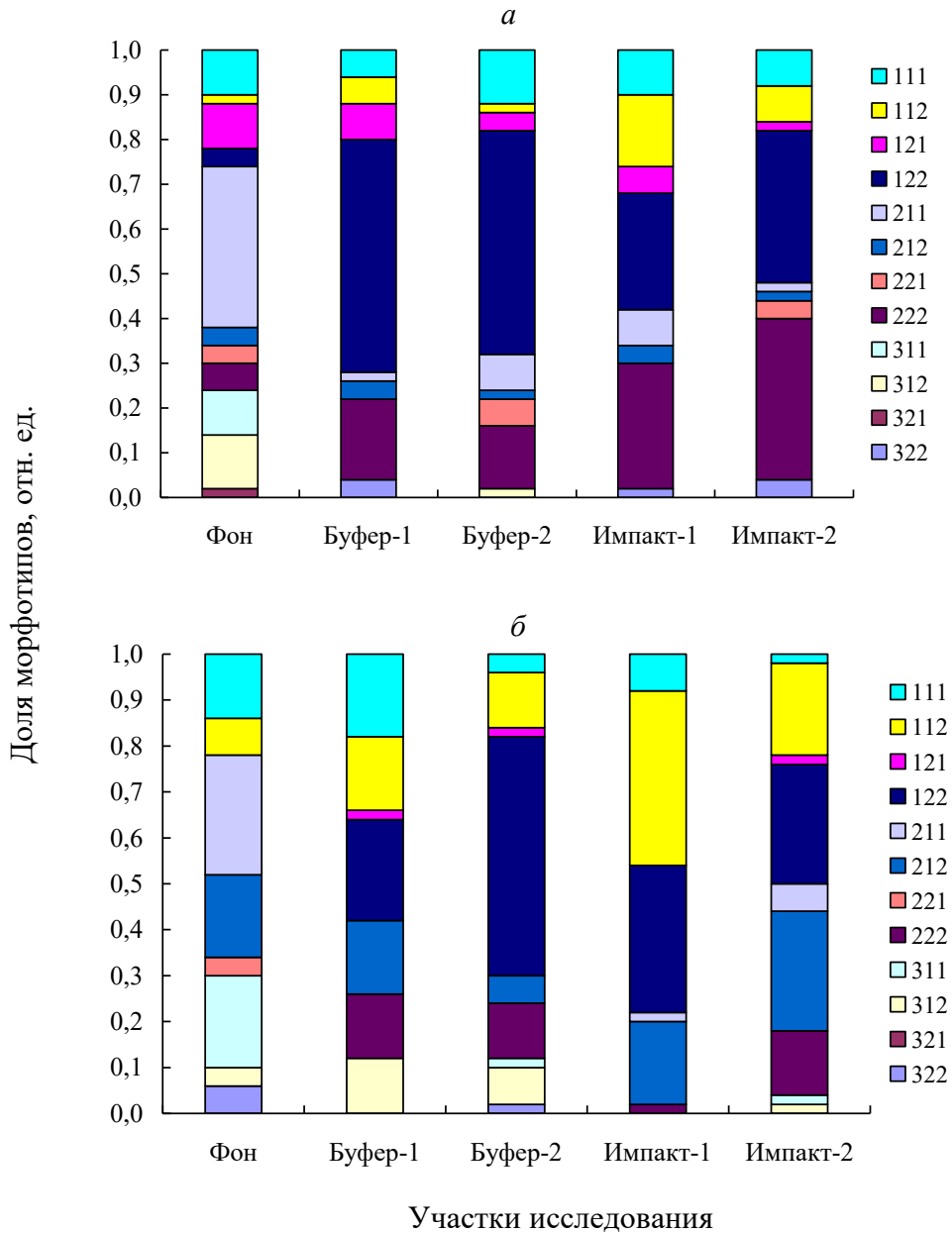


Рисунок 4.15 – Изменение структуры доминирования морфотипов листовых пластинок в градиенте техногенной трансформации почвы в благоприятный (*а*) и неблагоприятный (*б*) годы

В неблагоприятный год в градиенте загрязнения почвы снижение количества морфотипов не выражено. В градиенте загрязнения индекс Шеннона снижается, но на максимально загрязненном участке разнообразие морфотипов вновь повышается до уровня фонового как ответная реакция на сочетанное действие неблагоприятных погодных факторов и высокого уровня трансформации почвы.

Состав доминирующих морфотипов листа на фоновом и загрязненных участках разный, аналогично благоприятному году. В фоновой зоне доминируют

листья широкояйцевидные с округленно-клиновидным основанием с заостренной верхушкой и яйцевидные с округленно-клиновидным основанием с заостренной верхушкой (типы: 211 + 311); в буферной и импактной – округло-яйцевидные с усеченным основанием с удлинено-заостренной верхушкой и округло-яйцевидный с округленно-клиновидным основанием с удлинено-заостренной верхушкой (типы: 122 + 112 соответственно).

В градиенте неблагоприятности погоды на фоне наблюдается уменьшение количества морфотипов и снижение уровня разнообразия (Рисунок 4.16а). На Импакте в градиенте неблагоприятности погоды при низких значениях СБП проявляется сочетанное действие двух исследуемых экологических факторов (неблагоприятной погоды и техногенной трансформации почвы). Реакция растений по количеству морфотипов листовой пластинки и их разнообразию на участках Импакт-1 и Импакт-2 разнонаправленна (Рисунок 4.16б, в).

Изменяется структура доминирования морфотипов листа. На участке Фон в неблагоприятный год по сравнению с благоприятным происходит уменьшение доли преобладающего морфотипа и появление содоминанта (Рисунок 4.15а, б). На участках импактной зоны также в неблагоприятный год увеличивается количество морфотипов в составе доминантной группы с двух до трех.

Изменяется состав доминантной группы: Фон – в благоприятный год доминируют широкояйцевидные с округленно-клиновидным основанием с заостренной верхушкой листья (тип 211), в неблагоприятный год – к этому типу (211) добавляется яйцевидный с округленно-клиновидным основанием с заостренной верхушкой (тип 311). Участки импактной зоны сходны по составу доминантной группы: благоприятный год – широко- и округло-яйцевидный с усеченным основанием с удлинено-заостренной верхушкой (типы: 222 + 122); неблагоприятный год – округло-яйцевидный с усеченным основанием с удлинено-заостренной верхушкой, широко- и округло-яйцевидный с округленно-клиновидным основанием с удлинено-заостренной верхушкой (типы: 122 + 212 + 112).

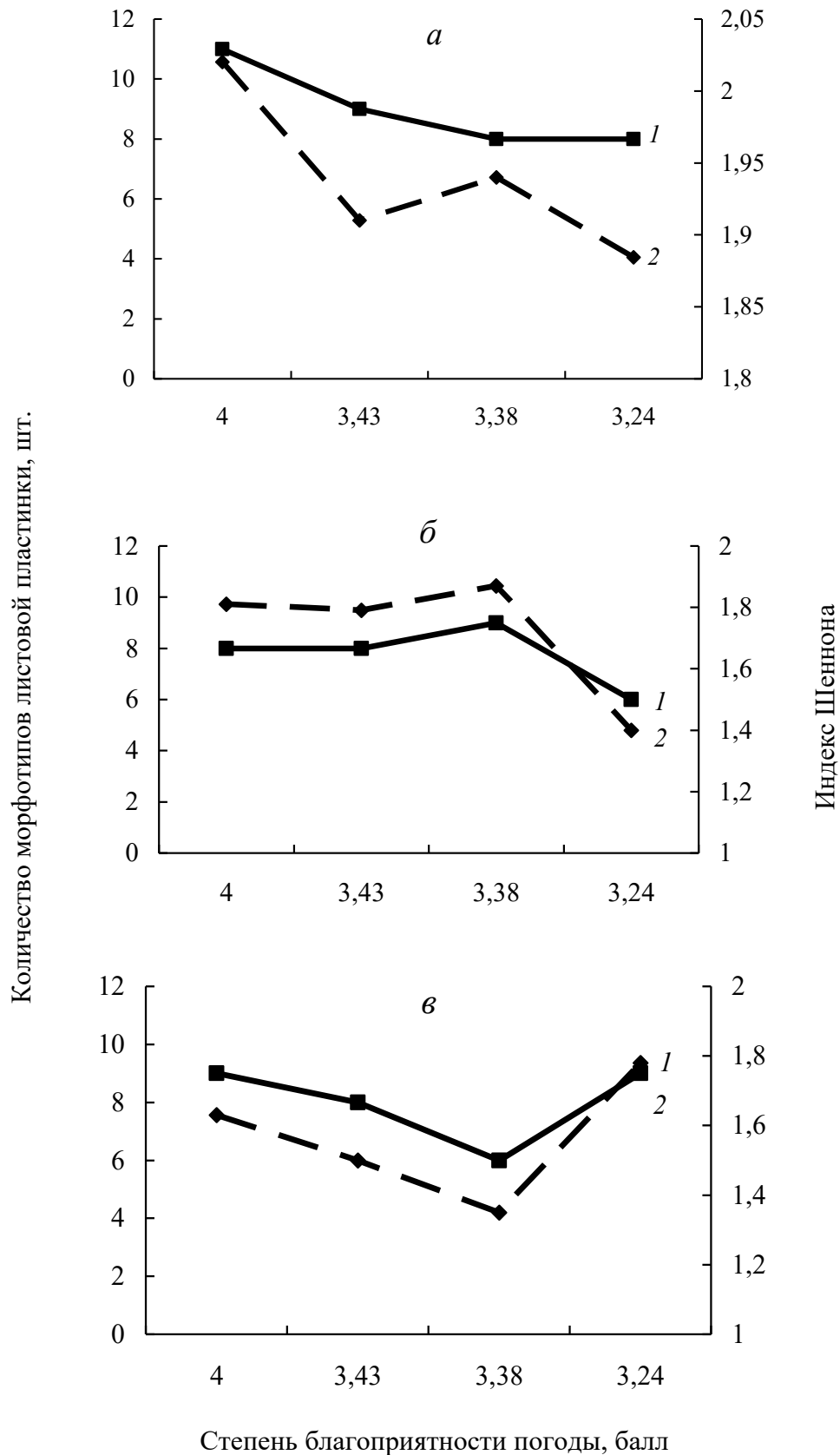


Рисунок 4.16 – Изменение в неблагоприятный год количества морфотипов листовой пластинки (1) и индекса разнообразия Шеннона (2) на участках Фон (*a*), Импакт-1 (*б*), Импакт-2 (*в*)

Таким образом, в градиенте техногенной трансформации среды прослеживается изменение ИЛП и развитие разных морфотипов листовой

пластинки по этому признаку. На загрязненных участках наблюдается изменение формы основания листовой пластинки: в благоприятный год в градиенте загрязнения основание листовой пластинки становится усеченным, в неблагоприятный – приобретает округленно-клиновидную форму.

Реакция *B. pendula* по признаку разнообразия морфотипов листа на отдельный неблагоприятный фактор (загрязнение почвы тяжелыми металлами или неблагоприятные погодные условия) сходная: прослеживается уменьшение количества морфотипов, снижение их разнообразия, уменьшение доли преобладающего морфотипа и появление содоминантов. В этом проявляется неспецифичность реакции растений на действующий фактор.

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.

Полученные результаты согласуются с исследованиями других авторов, которые отмечают нестабильность формы основания листовых пластинок *Betula* L. Так, у березы каменной *B. ermanii* Cham. в кроне одного дерева одновременно может наблюдаться разнообразное количество переходных форм оснований листовых пластинок – от округлого через дельтовидное к сердцевидному (Шемберг, 1986). Такое морфологическое разнообразие листьев одного вида может объясняться произвольными задержками программы их развития на

одной из промежуточных ступеней развития (Корона, Васильев, 2007). Для березы Радде *B. raddeana* Trautv. отмечены мелкие листья с более удлиненным и широким основанием (Ростова, 2002). Под действием неблагоприятных факторов изменяется не только основание листовой пластинки, но и верхушка. В работах Г. Р. Хикматуллиной (2013) и Л. Н. Скрипальщиковой, В. В. Стасовой (2014) показано, что верхушка листовой пластинки *B. pendula* в загрязненных условиях становится более вытянутой по сравнению с контрольной выборкой. Имеются и другие работы, свидетельствующие об изменчивости форм листовых пластинок у различных видов рода *Betula* L. (Ветчинникова, 2004).

4.3 Групповая изменчивость морфологических признаков листа *Betula pendula* Roth в градиентах неблагоприятности погодных условий и техногенной трансформации почвы

Уровень групповой изменчивости морфологических признаков определяли в соответствии с методическими рекомендациями С. А. Мамаева (1970). Результаты представлены в Приложении (Приложение, Таблица 5–10). Вычислены средние значения коэффициентов вариации каждого изученного морфологического признака в пределах всего массива данных. На основании средних значений признаки разделены на четыре группы (Таблица 4.10). Больше число признаков имеют средний уровень варьирования, высокий – характерен индексу формы, низкий – ИЛП и углы средней и верхней части листа. Интерес представляют признаки, которые изменяют уровень варьирования в разных частях листа. Так, признак «длина жилки» повышает уровень изменчивости от основания к верхушке листа. Признаки «расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка» и «угол» понижают уровень варьирования от основания к верхушке.

Далее было изучено изменение уровня варьирования морфологических признаков листа в двух градиентах экологических факторов: 1) в градиенте техногенной трансформации почвы отдельно в благоприятный (СБП = 4,0 балла) и неблагоприятный (СБП = 3,24 балла) годы; 2) в градиенте неблагоприятности

погоды (СБП: 4,0 → 3,24 балла) у растений, произрастающих в пределах каждого исследуемого участка.

Таблица 4.10 – Характеристика морфологических признаков по уровню изменчивости

Признаки	Диапазон изменчивости, %	Уровень изменчивости (диапазон по С. А. Мамаеву (1970))
Индекс листовой пластинки	9,19	низкий (8,00–12,99)
Угол 2, 3, 4, 5	11,32–12,92	
Угол 1	15,34	средний (13,00–20,99)
Длина 1, 2, 3-й жилки	14,94–17,87	
Расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка 2–3-й, 3–4-й, 4–5-й	17,34–18,92	
Расстояние между концами боковых жилок первого порядка 1–2-й; 2–3-й; 3–4-й; 4–5-й	17,73–20,26	
Расстояние от кончика листа до самого широкого места	17,96	
Ширина листовой пластинки	14,72	
Длина листовой пластинки	14,51	
Ширина половинки листа	15,65	
Индекс листа	20,58	
Длина 4, 5-й жилки	23,08–29,18	
Расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка 1–2-й	24,36	
Расстояние от самой широкой части до основания листовой пластинки	25,48	
Длина черешка	21,51	
Индекс формы	31,40	высокий (31,00–40,99)

Средние значения коэффициентов вариации всех признаков листа для каждого участка в определенный год представлены в таблице (Таблица 4.11). Почти все показатели укладываются в диапазон изменчивости среднего уровня. Исключение составляют средние значения коэффициентов вариации признаков листа растений фонового участка в год с СБП = 3,43 балла (слева и справа) и в год с СБП = 3,24 балла (слева). В градиенте неблагоприятности погоды исследуемый показатель у растений со всех участков увеличивается, однако статистически значимая отрицательная зависимость от фактора установлена только в импактной зоне, что подтверждено методом ранговой корреляции Спирмена (Таблица 4.11).

Таблица 4.11 – Среднее значение коэффициентов вариации всех признаков листа для каждого участка в определенный год

Участки	Степень благоприятности погоды, балл				R_s	p
	4,0	3,43	3,38	3,24		
Левая сторона листа						
Фон	19,28 ± 5,84	22,06 ± 6,47	20,35 ± 5,84	21,28 ± 7,01	-0,07	0,440
Буфер-1	18,82 ± 5,09	16,10 ± 8,01	17,34 ± 4,68	19,21 ± 7,87	0,02	0,860
Буфер-2	16,25 ± 5,26	17,54 ± 6,78	16,65 ± 5,00	18,24 ± 5,64	-0,16	0,097
Импакт-1	15,90 ± 4,63	18,70 ± 5,58	19,16 ± 5,41	19,57 ± 5,91	-0,23	0,015
Импакт-2	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		
Правая сторона листа						
Фон	19,76 ± 5,36	21,90 ± 6,69	20,03 ± 6,22	20,87 ± 6,69	-0,01	0,940
Буфер-1	19,19 ± 5,51	16,16 ± 8,06	17,19 ± 4,36	19,28 ± 7,39	0,01	0,920
Буфер-2	16,90 ± 6,16	17,95 ± 7,04	16,24 ± 4,99	18,29 ± 5,66	-0,09	0,337
Импакт-1	15,72 ± 4,49	18,67 ± 5,43	18,89 ± 5,08	20,06 ± 5,72	-0,28	0,003
Импакт-2	15,29 ± 4,79	18,29 ± 7,72	18,68 ± 6,09	18,65 ± 5,90	-0,26	0,006
R_s	-0,33	-0,08	-0,04	-0,064		
p	0,0001	0,358	0,648	0,459		

Примечание – зависимость от погоды – $N = 108$, зависимость от нагрузки – $N = 135$.

В градиенте техногенной трансформации почвы показатель снижается в период исследования. Значимая зависимость изменчивости от этого фактора только в благоприятный год (Таблица 4.11).

В целом влияние техногенной трансформации почвы и степени благоприятности погоды на исследуемый показатель статистически значимо, что подтверждено двухфакторным дисперсионным анализом ($F_{\text{токсич. нагр.}} = 4,99-6,05$; $df = 4; 539$; $p < 0,0006-0,0001$; $F_{\text{СБП}} = 2,70-2,91$; $df = 3; 539$; $p < 0,03-0,04$ с левой и с правой стороны соответственно). Доля объясненной дисперсии первый фактором – 3,84–4,66 %, вторым – 1,56–1,67 %.

Изменение средних значений коэффициентов обусловлено частотой встречаемости признаков, характеризующихся разными уровнями изменчивости. Проанализировано распределение признаков по категориям изменчивости на конкретном участке в определенный год. Так как изменение средних значений коэффициентов вариации всех признаков с левой и правой сторон листа в исследуемых градиентах имеет сходную закономерность, дальнейший анализ выполнен только по признакам левой стороны листа.

В градиенте неблагоприятности погоды на фоновом участке в благоприятный год большая часть признаков характеризуется средним уровнем изменчивости, в неблагоприятный год часть признаков переходит в категорию с повышенным уровнем изменчивости. В результате этого в противоположные по степени благоприятности годы изменяется соотношение долей признаков со средним ($\chi^2 = 6,81; p = 0,009$) и повышенным ($\chi^2 = 4,67; p = 0,031$) уровнями изменчивости, и в градиенте ухудшения погоды на фоновом участке изменчивость признаков повышается (Таблица 4.12).

Таблица 4.12 – Распределение признаков (шт.) по уровням изменчивости в исследуемых градиентах (левая сторона листа)

Уровень изменчивости	Степень благоприятности погоды, балл			
	4,0	3,43	3,38	3,24
Фон				
низкий	4 / 14,8	3 / 11,1	4 / 14,8	4 / 14,8
средний	13 / 48,1	10 / 37,0	8 / 29,6	8 / 29,6
повышенный	9 / 33,3	11 / 40,7	14 / 51,9	13 / 48,1
высокий	1 / 3,7	3 / 11,1	1 / 3,7	2 / 7,4
очень высокий	0	0	0	0
Буфер-1				
низкий	5 / 18,5	10 / 37,0	4 / 14,8	4 / 14,8
средний	17 / 63,0	14 / 51,9	19 / 70,4	16 / 59,3
повышенный	5 / 18,5	1 / 3,7	4 / 14,8	5 / 18,5
высокий	0	1 / 3,7	0	1 / 3,7
очень высокий	0	1 / 3,7	0	1 / 3,7
Буфер-2				
низкий	6 / 22,2	8 / 29,6	5 / 18,5	3 / 11,1
средний	16 / 59,3	13 / 48,1	18 / 66,7	18 / 66,7
повышенный	5 / 18,5	4 / 14,8	3 / 11,1	4 / 14,8
высокий	0	2 / 7,4	1 / 3,7	2 / 7,4
очень высокий	0	0	0	0
Импакт-1				
низкий	8 / 29,6	4 / 14,8	4 / 14,8	4 / 14,8
средний	16 / 59,3	14 / 51,9	15 / 55,6	11 (40,7)
повышенный	3 / 11,1	9 / 33,3	7 / 25,9	11 (40,7)
высокий	0	0	1 / 3,7	1 / 3,7
очень высокий	0	0	0	0
Импакт-2				
низкий	7 (25,9)	6 / 22,2	3 / 11,1	4 (14,8)
средний	18 / 66,7	15 / 55,6	17 / 63,0	16 / 59,3
повышенный	1 / 3,7	5 / 18,5	6 / 22,2	6 (22,2)
высокий	1 / 3,7	0	1 / 3,7	1 / 3,7
очень высокий	0	1 / 3,7	0	0

Умеренная техногенная нагрузка (Буфер-1) снижает чувствительность растений к погоде: неблагоприятные погодные факторы меняют соотношение групп лишь незначительно (низкий уровень: $\chi^2 = 0,57$; $p = 0,450$; средний: $\chi^2 = 0,93$; $p = 0,334$).

Повышенная техногенная нагрузка (Буфер-2, Импакт-1, Импакт-2) увеличивает чувствительность *V. pendula* к погоде: в неблагоприятный год по сравнению с благоприятным снижается число признаков с низким уровнем изменчивости (Б-2: $\chi^2 = 4,39$; $p < 0,036$; И-1: $\chi^2 = 6,81$; $p = 0,009$; И-2: $\chi^2 = 3,71$; $p = 0,054$) и увеличивается со средним (Б-2: $\chi^2 = 5,06$; $p = 0,025$) или повышенным (И-1: $\chi^2 = 23,39$; $p < 0,001$; И-2: $\chi^2 = 14,32$; $p = 0,0002$).

В градиенте техногенной трансформации почвы в благоприятный год увеличивается число признаков с низким (Фон по сравнению с Импакт-2: $\chi^2 = 3,71$; $p = 0,054$) и средним ($\chi^2 = 7,39$; $p = 0,007$) уровнем изменчивости и уменьшается с повышенным ($\chi^2 = 27,89$; $p << 0,001$). Это приводит к снижению среднего уровня изменчивости. В неблагоприятный год число признаков со средним уровнем увеличивается ($\chi^2 = 17,03$; $p = 0,0001$), а с повышенным уменьшается ($\chi^2 = 14,86$; $p = 0,0001$), что также сопровождается снижением среднего уровня изменчивости в градиенте техногенной трансформации почвы.

Для характеристики способности признаков переходить из одной категории по шкале изменчивости С. А. Мамаева (1970) в другую либо сохранять уровень изменчивости использован коэффициент стабильности (КС) – отношение оставшихся неизменными за какой-либо период времени показателей к их общему числу (Нормирование материально-технических ресурсов в газовой промышленности ... , 1982). В нашем случае в качестве показателя выступает уровень изменчивости конкретного морфологического признака в градиенте неблагоприятных условий. Коэффициент стабильности признака вычисляли как отношение количества неизменных уровней к общему их числу. Основываясь на данных таблиц (Приложение, таблица 5–10), установили КС для всех исследуемых морфологических признаков листа в градиентах неблагоприятных погодных условий и техногенной трансформации почвы (Таблица 4.13).

Таблица 4.13 – Коэффициент стабильности признаков в исследуемых градиентах

Признаки	КС в градиенте погоды (на разных участках)					КС в градиенте техногенной трансформации почвы (в разные годы)			
	Фон	Буфер-1	Буфер-2	Импакт-1	Импакт-2	4,00	3,4	3,38	3,24
ДЖ 1	0,5	1**	1**	1**	1**	1**	0,8	0,8	1**
2	0,5	0,75	0,75	1**	0,75	0,8	0,4	0,8	1**
3	0,75	0,75	1**	0,75	1**	1**	0,6	0,6	0,8
4	0,75	0,5	0,75	0,75	0,75	0,6	0,6	0,6	0,8
5	1****	0,5	0,5	0,5	1***	0,6	0,4	0,6	0,8
РМКЖ 1-2	0,75	1**	1**	0,75	1**	1**	0,6	0,8	0,8
2-3	0,5	1**	1**	1**	0,75	0,8	1**	0,8	0,8
3-4	0,75	1**	1**	0,75	0,5	1**	1**	0,8	0,6
4-5	0,5	0,75	1**	0,75	0,5	0,8	0,6	0,6	0,6
РМОЖ 1-2	0,75	0,75	0,5	0,75	0,75	0,8	0,6	0,6	0,8
2-3	1***	1**	1**	0,75	1**	0,8	0,8	0,8	0,6
3-4	0,75	1**	0,75	1**	1**	0,8	0,8	0,8	0,8
4-5	1***	1**	1**	1**	1**	0,8	0,8	0,8	0,8
Угол 1	1**	0,75	1**	0,5	0,75	0,6	1**	1**	0,8
2	0,75	0,75	0,75	0,75	0,5	0,8	0,6	0,8	1**
3	0,75	1*	1*	1*	1*	1*	1*	0,8	1*
4	1*	1*	0,75	1*	0,75	0,6	1*	1*	1*
5	0,5	0,75	0,75	0,5	0,75	0,8	0,6	0,6	0,8
ШПЛ	0,75	0,75	0,5	1*	0,75	0,6	0,6	0,8	1**
ДЛП	0,75	0,75	0,5	0,75	0,5	0,6	0,6	0,6	1**
ШЛП	0,75	0,75	0,75	0,75	1**	0,6	0,6	0,6	1**
ДЧ	0,75	0,75	0,75	0,75	0,75	0,8	0,6	0,6	0,8
РКШМ	0,5	0,75	1**	0,5	1**	0,8	0,8	0,8	0,6
РШО	0,75	0,5	1***	0,5	1***	0,6	0,8	0,8	0,8
ИФ	0,75	0,75	0,5	1***	0,75	0,8	0,6	0,8	0,6
ИЛП	1*	1*	1*	1*	0,5	0,8	1*	1*	0,8
ИЛ	0,5	0,75	0,5	0,75	0,5	0,8	1***	0,8	0,6
Среднее значение КС	0,74	0,81	0,81	0,80	0,80	0,77	0,73	0,76	0,81

Примечание – стабильность: * – на низком уровне изменчивости, ** – на среднем уровне изменчивости, *** – на повышенном уровне изменчивости, **** – на высоком уровне изменчивости. ДЖ – длина жилки, РМКЖ – расстояние между концами боковых жилок, РМОЖ – расстояние между основаниями боковых жилок, ШПЛ – ширина половинки листа, ШЛП – ширина листовой пластинки, ДЛП – длина листовой пластинки, ДЧ – длина черешка, РКШМ – расстояние от кончика листа до самого широкого места, РШО – расстояние от самой широкой части до основания листовой пластинки, ИФ – индекс формы, ИЛП – индекс листовой пластинки, ИЛ – индекс листа.

Средние значения КС представлены для всего комплекса изучаемых признаков в градиенте погоды для каждого участка и в градиенте техногенной нагрузки для каждого года. Выявлена тенденция увеличения средних значений КС в градиенте неблагоприятности погоды с ростом техногенной трансформации почвы с 0,74 на участке Фон до 0,80 на техногенно нарушенных территориях. Аналогичная картина показана для КС, полученного в градиенте техногенной

трансформации почвы при усилении неблагоприятности погоды. Следовательно, реакция растения на неблагоприятные факторы проявляется в повышении устойчивости признаков листа, связанной со снижением количества переходов исследуемых признаков с одного уровня изменчивости на другой.

Представляет интерес оценить КС при действии одного неблагоприятного фактора: в градиенте неблагоприятности погоды у растений на участке Фон и в градиенте техногенной трансформации почвы в благоприятный год. Это позволяет сравнить степень влияния разных факторов на коэффициент стабильности признаков. Так, КС в первом случае равен 0,74, во втором – 0,77, что свидетельствует о сходстве влияния факторов на способность признаков сохранять уровень изменчивости в пределах одной (определенной) категории. На нарушенных территориях стабильность признаков в условиях действия неблагоприятных погодных факторов повышается. Подобная реакция наблюдается и на техногенное воздействие в наиболее неблагоприятный год. Таким образом, можно говорить о неспецифичности реакции березы повислой на действие двух неблагоприятных факторов, проявляющейся в повышении стабильности признаков по уровню изменчивости. Стабильность признаков сохраняется на разных уровнях – низком, среднем, повышенном.

Таким образом, большинство изученных признаков по среднему значению коэффициента вариации характеризуются средним уровнем изменчивости. В градиенте погоды средние значения коэффициентов вариации всех признаков для левой и правой сторон листа увеличиваются. В большей степени эффект выражен на участках импактной зоны. В градиенте техногенной трансформации почвы – снижаются. Такое изменение средних значений коэффициентов вариации в ответ на экологические факторы определяется поведением отдельных признаков листа (Приложение, Таблица 5–10).

4.4 Выделение морфологических признаков, которые вносят наибольший вклад в изменчивость листа

Важное значение имеет определение морфологических признаков, которые вносят наибольший вклад в общую изменчивость листа *B. pendula*. Выделение

группы диагностических признаков выполнено факторным анализом (методы: главных компонент и факторов максимальной вероятности). В анализ включены все исследуемые морфологические признаки листа. Выделение диагностических признаков проведено для каждой территории отдельно (Таблица 4.14).

Таблица 4.14 – Матрица факторных нагрузок, отражающая степень линейной связи исследуемых морфологических признаков листа *V. pendula* с каждым общим фактором (результаты факторного анализа)

Переменная				Факторные нагрузки									
признаки листа	№ жилки	сторона листа	№ признака	Фон		Буфер-1		Буфер-2		Импакт-1		Импакт-2	
				F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2
				Длина боковых жилок первого порядка	1	л	1	0,88	-0,37	0,76	-0,53	0,78	-0,45
п	2	0,87	-0,37			0,75	-0,52	0,78	-0,46	0,81	-0,34	0,93	-0,08
2	л	3	0,96		-0,18	0,89	-0,34	0,93	-0,22	0,95	-0,14	0,97	0,08
	п	4	0,96		-0,21	0,87	-0,29	0,93	-0,21	0,95	-0,15	0,96	0,08
3	л	5	0,95		0,03	0,92	0,03	0,93	0,15	0,93	0,16	0,87	0,30
	п	6	0,95		0,00	0,90	-0,03	0,88	0,18	0,93	0,15	0,89	0,30
4	л	7	0,88		0,17	0,81	0,34	0,78	0,44	0,83	0,37	0,75	0,47
	п	8	0,88		0,16	0,84	0,27	0,77	0,48	0,82	0,40	0,72	0,46
5	л	9	0,79	0,27	0,67	0,46	0,67	0,55	0,71	0,51	0,62	0,53	
	п	10	0,79	0,25	0,69	0,45	0,63	0,60	0,71	0,51	0,57	0,53	
Расстояние между концами боковых жилок первого порядка	1 и 2	л	11	0,86	0,02	0,75	-0,11	0,70	0,03	0,83	0,00	0,76	0,29
		п	12	0,83	0,03	0,74	-0,16	0,70	-0,05	0,82	-0,03	0,78	0,24
	2 и 3	л	13	0,84	0,22	0,80	0,07	0,76	0,08	0,86	0,09	0,80	0,41
		п	14	0,81	0,15	0,80	0,02	0,75	0,16	0,81	0,15	0,77	0,41
	3 и 4	л	15	0,81	0,26	0,77	0,18	0,71	0,15	0,85	0,17	0,76	0,46
		п	16	0,78	0,20	0,80	0,08	0,66	0,20	0,79	0,17	0,76	0,46
4 и 5	л	17	0,68	0,28	0,78	0,24	0,69	0,32	0,75	0,27	0,67	0,51	
	п	18	0,78	0,26	0,76	0,21	0,72	0,24	0,76	0,31	0,68	0,51	
Расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка	1 и 2	л	19	0,37	-0,60	0,33	-0,54	0,00	-0,58	0,41	-0,49	0,51	-0,32
		п	20	0,40	-0,53	0,30	-0,51	0,00	-0,63	0,36	-0,55	0,43	-0,29
	2 и 3	л	21	0,62	-0,51	0,42	-0,70	0,28	-0,75	0,53	-0,62	0,69	-0,28
		п	22	0,63	-0,47	0,43	-0,65	0,27	-0,72	0,58	-0,61	0,71	-0,25
	3 и 4	л	23	0,78	-0,24	0,66	-0,56	0,57	-0,56	0,76	-0,42	0,86	-0,09
		п	24	0,77	-0,33	0,66	-0,56	0,53	-0,59	0,74	-0,47	0,82	0,12
4 и 5	л	25	0,88	0,01	0,83	-0,12	0,76	-0,07	0,86	-0,12	0,88	0,19	
	п	26	0,87	-0,01	0,85	-0,17	0,76	0,09	0,87	-0,10	0,86	0,18	
ДЛП			27	0,96	-0,10	0,96	-0,10	0,92	-0,09	0,90	-0,11	0,96	0,02
ШЛП			28	0,96	-0,02	0,96	-0,02	0,91	-0,22	0,92	-0,09	0,95	-0,03
ДЧ			29	0,57	0,04	0,57	0,04	0,47	-0,24	0,54	-0,24	0,72	-0,06
Расстояние от кончика листовой пластинки до самого широкого места			30	0,90	0,23	0,90	0,23	0,87	0,20	0,84	0,18	0,90	0,29
Ширина половинки листовой пластинки	л	31	0,86	-0,07	0,76	-0,18	0,72	-0,13	0,88	-0,13	0,62	0,09	
	п	32	0,87	-0,09	0,79	-0,18	0,75	-0,11	0,89	-0,12	0,69	0,15	

Продолжение таблицы 4.14

Переменная				Факторные нагрузки									
признаки листа	№ жилки	сторона листа	№ признака	Фон		Буфер-1		Буфер-2		Импакт-1		Импакт-2	
				F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2
Углы между центральной и боковыми жилками первого порядка	1	л	33	-0,12	0,69	-0,11	0,39	0,01	0,68	-0,13	0,41	0,07	0,55
		п	34	-0,13	0,56	-0,05	0,27	0,12	0,61	-0,18	0,38	0,07	0,55
	2	л	35	0,12	0,84	0,10	0,63	0,06	0,82	0,12	0,76	0,12	0,80
		п	36	0,04	0,79	0,16	0,58	0,08	0,79	0,07	0,74	0,10	0,86
	3	л	37	0,12	0,74	0,02	0,80	0,02	0,84	0,21	0,76	0,10	0,82
		п	38	0,06	0,76	0,15	0,72	0,04	0,80	0,10	0,72	0,04	0,87
	4	л	39	0,19	0,70	0,02	0,55	0,03	0,69	0,16	0,61	0,11	0,79
		л	40	0,03	0,71	0,00	0,57	-0,03	0,68	-0,03	0,62	0,02	0,80
5	п	41	0,25	0,54	0,07	0,34	-0,02	0,57	0,20	0,47	0,11	0,61	
л	42	0,23	0,45	0,03	0,38	0,06	0,49	0,17	0,53	0,04	0,72		
Расстояние от самой широкой части листовой пластинки до основания			43	0,67	-0,62	0,67	-0,62	0,28	-0,37	0,34	-0,57	0,54	-0,63
ИФ			44	0,15	0,76	0,15	0,76	0,18	0,54	0,18	0,62	0,21	0,75
ИЛП			45	0,01	-0,17	0,01	-0,17	-0,01	0,22	-0,03	-0,03	0,02	0,12
ИЛ			46	0,30	-0,16	0,30	-0,16	0,14	0,15	0,09	0,20	-0,10	0,08
Доля влияния группы, %				48,2	17,0	40,6	15,4	35,8	22,3	46,5	17,5	48,0	16,5
Совокупный, %				65,24		55,98		58,05		63,97		64,47	

Примечание – жирным шрифтом выделены значимые факторные нагрузки; п – правая сторона, л – левая сторона листа.

Факторный анализ методом главных компонент основан на определении минимального числа факторов (главные компоненты), вносящих наибольший вклад в дисперсию данных. С помощью критерия каменистой россыпи (критерий отсеивания) было выделено два фактора (F1 и F2), которые определяют максимальные факторные нагрузки, то есть большая часть дисперсии может быть объяснена этими главными факторами. В нашем исследовании доля дисперсии, объясненная F1 и F2, на всех участках составляет от 56 до 65 % (Таблица 4.14). Первый главный фактор (F1), лежащий вдоль оси абсцисс, образуют взаимодействующие переменные, чья взаимная корреляция обуславливает наибольшую долю общей дисперсии. Он объясняет максимальную долю дисперсии – от 36 до 48 % на всех участках. Вторым главным фактором (F2), лежащим вдоль оси ординат, образуют переменные, чье взаимодействие определяет наибольшую долю оставшейся общей дисперсии. В нашем случае он детерминирует от 15 до 22 % дисперсии.

Величина факторной нагрузки не превышает по модулю 1. Знак говорит о положительной/отрицательной связи признака с фактором. Так как сильной считается корреляция с коэффициентом Пирсона $r \geq 0,7$, то в нагрузках уделено внимание только сильным связям (в Таблице 4.14 выделено полужирным). Значение факторной нагрузки, близкое к нулю, означает, что фактор практически не влияет на данный признак или влияет слабо.

Как видно из таблицы (Таблица 4.14), наибольшие факторные нагрузки по первому фактору на всех территориях получают 1–8-я переменные (длина 1–4-й боковых жилок первого порядка), 11–16-я переменные (расстояние между концами этих же жилок), 25–26-я переменные (расстояние между основаниями 4–5-й боковых жилок), 27–28-я (длина и ширина листовой пластинки), а также 31–32-я переменная (ее ширина слева и справа), 30-я переменная (расстояние от кончика листовой пластинки до самого широкого места). Примечательно, что расстояние от самой широкой части листовой пластинки до основания не играет роли в изменчивости листа. Очевидно, что эти переменные определяют в целом размеры и форму листовой пластики. Изменение формы листовой пластинки, обусловленное вытянутостью верхушки, связано в первую очередь с увеличением расстояния между 4–5-й и последующими боковыми жилками первого порядка, расположенными на ее верхушке. С этим же признаком может быть связано изменение длины листовой пластинки и расстояния от ее кончика до самого широкого места.

Интенсивность ростовых процессов на разных этапах онтогенеза листа лежит в основе длины 1–4-й боковых жилок первого порядка, что в свою очередь определяет тип листовой пластинки по соотношению ее длины к ширине.

Второй фактор имеет выраженные нагрузки по 35–38-й переменным (углы между центральной и 2–3 боковыми жилками первого порядка), а также 44-й переменной (индекс формы – отношение расстояния от верхушки листовой пластинки до самого ее широкого места к расстоянию от самого широкого места до основания листовой пластинки) на участках Фон, Буфер-1, Импакт-2. Эти

переменные определяют форму основания листовой пластинки (степень его усеченности) и тип листа.

Таким образом, методом главных компонент выделены морфологические признаки, которые вносят наибольший вклад в изменчивость листа у растений с исследуемых территорий. В большей степени изменчивость листа определяют мерные признаки. Индексы более стабильны.

Резюме

В градиенте техногенной нагрузки изменяются признаки, определяющие форму листовой пластинки: ИФ, ИЛП, ИВВ, форма основания. В градиенте неблагоприятности погоды наблюдается изменение ИФ, ИВВ. Действие одного неблагоприятного фактора (погода или техногенная нагрузка) приводит к увеличению размерных показателей листа. Сочетанное действие двух неблагоприятных факторов (растения с участков импактной зоны в неблагоприятный год) – к уменьшению размерных показателей листа (длина, ширина ЛП, расстояние от верхушки до самого широкого места, длина черешка) и угла между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка.

Большее число признаков имеют средний уровень варьирования, высокий – характерен индексу формы, низкий – ИЛП и углам, расположенным в средней и верхней части листа. Выделены 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.

На основании значений индексов листовой пластинки и вытянутости верхушки, а также угла между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка выделено 12 морфотипов листа.

Неспецифичность реакции растений в градиенте неблагоприятных экологических факторов (погодные условия или техногенная трансформация почвы) проявляется:

1) в смещении широкой части ЛП к ее основанию, увеличении индекса вытянутости верхушки;

2) в уменьшении количества морфотипов листа, снижении их разнообразия, уменьшении доли преобладающего морфотипа, появлении содоминантов; увеличивается количество морфотипов листа доминантной группы, и изменяется ее состав;

3) в повышении устойчивости признаков листа, связанной со снижением количества переходов исследуемых признаков с одного уровня изменчивости на другой.

Специфичность реакции на техногенную трансформацию почвы проявляется:

1) в смене доминирующего морфотипа листа: широкояйцевидный с округленно-клиновидным основанием с заостренной верхушкой тип доминирует только на Фоне и никогда не доминирует у растений буферной и импактной зон. Подобная реакция на неблагоприятную погоду не установлена;

2) в противоположной реакции растений на исследуемые неблагоприятные факторы по показателю изменчивости морфологических признаков: в градиенте неблагоприятности погоды средние значения коэффициентов вариации всех признаков с левой и правой сторон листа у растений со всех участков увеличиваются за счет увеличения доли признаков с повышенным уровнем изменчивости и снижения со средним; в градиенте техногенной трансформации почвы – снижаются (исключение год с СБП = 3,38 баллов): в благоприятный год за счет увеличения числа признаков с низким и средним уровнем изменчивости и уменьшается с повышенным, в неблагоприятный – за счет увеличения числа признаков со средним уровнем и снижения с повышенным уровнем изменчивости.

Как в случае отдельно действующих факторов, так и при их сочетанном действии увеличивается количество морфотипов листа доминантной группы, и изменяется ее состав.

Повышенная техногенная нагрузка увеличивает чувствительность *B. pendula* к погоде: в условиях высокой техногенной трансформации почв отмечены значительные межгодовые колебания угла между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка и переход формы основания листовой пластинки от усеченной к округленно-клиновидной. У растений с фонового участка в течение всего исследуемого периода сохраняется округленно-клиновидное основание. Межгодовые колебания индекса листа у растений с техногенно нарушенных территорий выражены в большей степени, чем с фоновых. На импактных участках в неблагоприятные годы снижается число признаков с низким уровнем изменчивости и увеличивается с повышенным.

В целом техногенная трансформация почвы на морфологические признаки листа *B. pendula* оказывает более сильное воздействие, чем погода. Об этом свидетельствуют:

1) удлинение верхней части листа, увеличение угла между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилкой первого порядка и, как следствие, изменение формы основания листовой пластинки от усеченной до округленно-клиновидной выражено в большей степени в градиенте техногенной трансформации почвы, чем в градиенте неблагоприятности погоды;

2) формирование различных типов листа в градиенте техногенной трансформации почвы (фоновая зона – яйцевидный тип, импактная – треугольно-яйцевидный) и сохранение этих типов на исследуемых территориях независимо от погодных условий.

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*

Одной из основных характеристик, определяющих состояние особи, считают степень интегрированности морфологических признаков, которая обеспечивается взаимообусловленным и адаптивным развитием различных структур организма в ходе онтогенеза. В качестве результата адаптивного морфогенеза выступает становление корреляционной структуры организма (Ишмуратова, 2006). При переходе от оптимальных условий к пессимальным корреляционная структура организма может меняться. При этом меняется не только сила связи между исследованными признаками, но и размах их варьирования.

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). Выделены признаки, относящиеся к таксономическим, биологическим, экологическим и эколого-биологическим индикаторам. Координация морфологических признаков листа *B. pendula* в пространстве общей и согласованной изменчивости представлена на рисунке (Рисунок 5.1), отнесение признаков к индикаторным группам – в таблице (Таблица 5.1).

В исследованный период независимо от года наблюдения в качестве биологических индикаторов, являющихся ключевыми для организма, как правило, дифференцированы одни и те же признаки, расположенные с левой и с правой сторон листа (Таблица 5.1):

– длина 1–3-й боковых жилок первого порядка;

- расстояние между концами боковых жилок первого порядка с первой по четвертую (1–2-я, 2–3-я, 3–4-я);
- расстояние между основаниями 4 и 5-й боковых жилок первого порядка;
- длина листовая пластинки;
- ширина листовая пластинки;
- расстояние от кончика листовой пластинки до самого широкого места;
- ширина половины листовой пластинки.

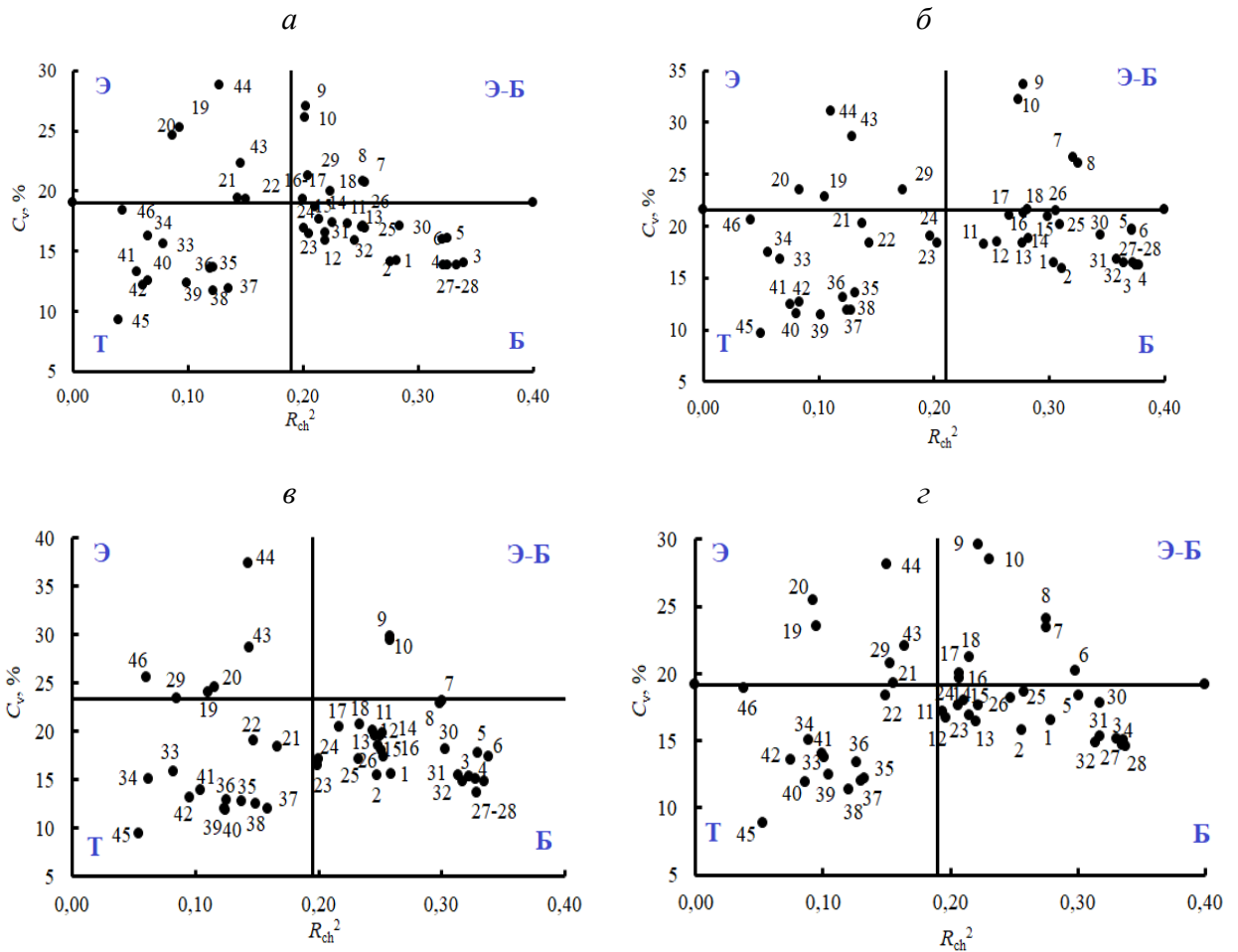


Рисунок 5.1 – Распределение признаков листа *V. pendula* по индикаторным группам (Б – биологические индикаторы, Т – таксономические, Э-Б – эколого-биологические, Э – экологические индикаторы).

Обозначение признаков в соответствии с их номером см. в таблице (Таблица 5.1).

Годы наблюдения: а – 2016, б – 2017, в – 2018, г – 2019

Для вида в целом эти признаки характеризуются самыми высокими средними значениями коэффициентов детерминации и относительно низкими значениями коэффициентов вариации.

Таблица 5.1 – Индикаторная роль морфологических признаков листа *B. pendula*

Морфологические признаки листа	№ жилки	Сторона листа	№ признака	Годы наблюдений			
				2016	2017	2018	2019
Длина боковых жилок первого порядка	1	левая	1	биол.	биол.	биол.	биол.
		правая	2	биол.	биол.	биол.	биол.
	2	левая	3	биол.	биол.	биол.	биол.
		правая	4	биол.	биол.	биол.	биол.
	3	левая	5	биол.	биол.	биол.	биол.
		правая	6	биол.	биол.	биол.	эк.-биол.
	4	левая	7	эк.-биол.	эк.-биол.	эк.-биол.	эк.-биол.
		правая	8	эк.-биол.	эк.-биол.	эк.-биол.	эк.-биол.
	5	левая	9	эк.-биол.	эк.-биол.	эк.-биол.	эк.-биол.
		правая	10	эк.-биол.	эк.-биол.	эк.-биол.	эк.-биол.
Расстояние между концами боковых жилок первого порядка	1 и 2	левая	11	биол.	биол.	биол.	биол.
		правая	12	биол.	биол.	биол.	биол.
	2 и 3	левая	13	биол.	биол.	биол.	биол.
		правая	14	биол.	биол.	биол.	биол.
	3 и 4	левая	15	биол.	биол.	биол.	биол.
		правая	16	биол.	биол.	биол.	эк.-биол.
4 и 5	левая	17	эк.-биол.	биол.	биол.	эк.-биол.	
	правая	18	эк.-биол.	биол.	биол.	эк.-биол.	
Расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка	1 и 2	левая	19	экол.	экол.	экол.	экол.
		правая	20	экол.	экол.	экол.	экол.
	2 и 3	левая	21	экол.	таксон.	таксон.	экол.
		правая	22	экол.	таксон.	таксон.	таксон.
	3 и 4	левая	23	биол.	таксон.	биол.	биол.
		правая	24	биол.	таксон.	биол.	биол.
4 и 5	левая	25	биол.	биол.	биол.	биол.	
	правая	26	биол.	биол.	биол.	биол.	
ДЛП			27	биол.	биол.	биол.	биол.
ШЛП			28	биол.	биол.	биол.	биол.
ДЧ			29	эк.-биол.	экол.	таксон.	экол.
Расстояние от кончика листовой пластинки до самого широкого места			30	биол.	биол.	биол.	биол.
Ширина половинки листовой пластинки		левая	31	биол.	биол.	биол.	биол.
		правая	32	биол.	биол.	биол.	биол.
Углы между центральной и боковыми жилками первого порядка	1	левая	33	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
		правая	34	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
	2	левая	35	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
		правая	36	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
	3	левая	37	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
		правая	38	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
	4	левая	39	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
		правая	40	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
	5	левая	41	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
		правая	42	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
Расстояние от самой широкой части листовой пластинки до основания			43	экол.	экол.	экол.	экол.
ИФ			44	экол.	экол.	экол.	экол.
ИЛП			45	таксон.	таксон.	таксон.	таксон.
ИЛ			46	таксон.	таксон.	экол.	таксон.

В роли *эколого-биологического* индикатора адаптивной изменчивости организма, обладающего высоким показателем коэффициента вариации и относительно высоким показателем коэффициента детерминации, отражающим согласованную изменчивость особи в неоднородной среде, стабильно, независимо от года наблюдения, выступает признак – длина 5-й боковой жилки первого порядка (слева и справа).

Таксономические индикаторы, наименее детерминированные и изменчивые, обладающие низкой общей и согласованной изменчивостью, – углы между центральной и первыми пятью боковыми жилками первого порядка (слева и справа), индекс листовой пластинки (ИЛП) – отношение длины листовой пластинки к ширине листовой пластинки.

В качестве *экологических* индикаторов, обладающих высокой общей и низкой согласованной изменчивостью, выступают следующие признаки:

- расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка (слева и справа);
- расстояние от самой широкой части листовой пластинки до ее основания;
- индекс формы (ИФ) – отношение расстояния от верхушки листовой пластинки до самого ее широкого места к расстоянию от самого широкого места до основания листовой пластинки.

Еще раз отметим, что вышеперечисленные признаки в период исследования не меняют своей индикаторной роли и стабильно входят в ту или иную индикаторную группу адаптивной изменчивости организма. Подчеркнем, что биологические и таксономические индикаторы, в отличие от экологических и эколого-биологических, в меньшей степени зависят от влияния факторов окружающей среды. С точки зрения М. М. Ишмуратовой (2006), факторы окружающей среды оказывают влияние преимущественно на изменчивость именно экологических индикаторов. Эколого-биологические индикаторы, отражая корреляционную структуру растения, влекут согласованные изменения морфологической системы организма в целом.

Наряду с вышеобозначенными признаками, которые стабильно входят в ту или иную индикаторную группу, выделен ряд признаков, которые в разные годы относятся к разным индикаторным группам (Таблица 5.1). Например, наблюдается переход признаков из группы экологических индикаторов адаптивной изменчивости, обладающих высокой общей, но низкой согласованной изменчивостью, в группу таксономических (низкая общая и согласованная изменчивость) или эколого-биологических (высокая общая и согласованная изменчивость) индикаторов. Так, признак «расстояние между основаниями 2–3-й боковых жилок первого порядка (слева и справа)» в 2016 г. входит в группу экологических индикаторов. В 2019 г. этот же признак слева дифференцирован как экологический индикатор, а справа – как таксономический. В 2017 и 2018 гг. он (слева и справа) попадает в категорию таксономических индикаторов (Таблица 5.1, Рисунок 5.1). Признак «длина черешка» в 2017 и 2019 гг. относится к экологическим индикаторам, в 2016 г. – к эколого-биологическим, в 2018 г. – к таксономическим. Признак «индекс листа» в 2018 г. дифференцирован как экологический индикатор, в остальные годы – как таксономический.

Выделены признаки, которые в зависимости от года наблюдения выступают в роли либо биологических индикаторов адаптивной изменчивости организма, либо эколого-биологических. То есть эти признаки стабильно обладают высокой согласованной изменчивостью, но общая изменчивость в разные годы может варьировать от низкой до высокой. К таким признакам отнесены:

– длина 3-й от основания листа боковой жилки первого порядка (справа): 2016–2018 гг. – биологический индикатор, 2019 г. – эколого-биологический. В благоприятный год (СБП = 4,0 балла) общая изменчивость этого признака повышается;

– длина 4-й от основания листа боковой жилки первого порядка (слева и справа): 2018 г. – биологический индикатор, в 2016, 2017, 2019 гг. – эколого-биологический;

– расстояние между концами жилок 3 и 4-й (справа): 2016–2018 гг. – биологический индикатор, 2019 г. (СБП = 4,0 баллов – самый благоприятный год) – эколого-биологический;

– расстояние между концами жилок 4 и 5-й (слева и справа): 2017, 2018 гг. – биологический, 2016, 2019 гг. – эколого-биологический индикатор.

Таким образом, у признаков, обладающих высокой согласованной изменчивостью, в благоприятный по погодным условиям год, как правило, повышается общая изменчивость.

Признак «расстояние между основаниями 3 и 4-й (слева и справа) боковых жилок первого порядка» в 2017 г. (самый неблагоприятный (СБП = 3,24 балла)) дифференцирован как таксономический индикатор, в остальные годы как биологический.

Среди рассмотренных морфологических признаков листа выделены также те, которые занимают пограничное положение между двумя группами индикаторов (Рисунок 5.1). Так, признак «длина 3-й боковой жилки первого порядка (справа)» в 2019 г., находясь в группе эколого-биологических индикаторов, располагается очень близко к границе с группой биологических индикаторов. Признак «длина 4-й боковой жилки первого порядка (слева и справа)» в 2018 г., наоборот, располагаясь в группе биологических индикаторов, смещен к границе с группой эколого-биологических индикаторов. Учитывая эти переходы, а также распределение данных признаков по индикаторным группам в остальные годы исследования, можно сказать, что длина 1–3-й боковых жилок первого порядка, расположенных ближе к основанию листа, в течение всего периода наблюдения выступает в роли биологического индикатора, а 4–5-й, расположенных ближе к верхушке, – в роли эколого-биологического.

Признак «расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка» в 2017 г. и с левой, и с правой сторон листовой пластинки находится на границе между биологическим и эколого-биологическим индикатором (Рисунок 5.1). Но поскольку в 2016, 2018 и 2019 гг. данный морфологический признак

отнесен к последней группе, то в целом он может быть охарактеризован как эколого-биологический индикатор.

Признак «расстояние между концами 3 и 4-й боковых жилок первого порядка (справа)» в 2019 г. расположен близко к границе «эколого-биологический индикатор – биологический индикатор» (Рисунок 5.1). Но во все предыдущие годы он относился к группе биологических индикаторов. Поэтому в целом его классифицируем как биологический индикатор адаптационной изменчивости.

Признак «расстояние между основаниями 2 и 3-й боковых жилок первого порядка» в 2016 (слева и справа) и 2019 гг. (слева), находясь в группе экологических индикаторов, близок к границе с таксономической группой. В 2017 и 2018 гг. он относится к таксономическим индикаторам. Таким образом, этот признак с большей долей вероятности можно отнести к таксономическим индикаторам.

Признак «расстояние между основаниями 3 и 4-й боковых жилок первого порядка (слева и справа)» в 2017 г., находясь в группе таксономических индикаторов, приближается к границе с группой биологических индикаторов (Рисунок 5.1). Опираясь на координацию данного признака в остальные годы исследования, его можно отнести к биологическим индикаторам.

Признак «длина черешка» в 2016 г. находится в группе эколого-биологических индикаторов, в 2018 г. – таксономических индикаторов. И в том, и в другом случае он располагается на границе с экологическими индикаторами. Учитывая данные, полученные в неблагоприятный (СБП = 3,24 балла) и благоприятный (СБП = 4,0 баллов) годы, относим данный морфологический признак к экологическим индикаторам.

Таким образом, к группе эколого-биологических индикаторов адаптивной изменчивости отнесены такие морфологические признаки листа *B. Pendula*, как длина 4 и 5-й боковых жилок первого порядка (слева и справа), расстояние между концами этих жилок; к группе экологических индикаторов – расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка (слева и справа),

длина черешка, расстояние от самой широкой части листа до основания, индекс формы (Рисунок 5.1).

Полученные данные согласуются с результатами исследования Р. С. Рахмангулова (2016а), который изучал морфологическую изменчивость и индикаторную роль признаков листьев *Betula pubescens* Ehrh. на высотном градиенте Южного Урала. В качестве эколого-биологических индикаторов автор выделил длины 4 и 5-й жилок, экологических – расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок и индекс формы. Этот же автор при изучении индикаторной роли признаков у листьев *Betula pendula* Roth на фоне антропогенной нагрузки в качестве эколого-биологических индикаторов выделил длины 4 и 5-й жилок, экологических – расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок, индекс формы, длина черешка (Рахмангулов, 2016б; 2017).

Таким образом, в ходе исследования установлено, что признаки морфологической структуры листа *B. pendula*, изменчивость которых в большей степени зависит от влияния внешних условий, расположены на верхушке (эколого-биологические индикаторы) и в нижней (экологические индикаторы) части листа (Рисунок 5.2).

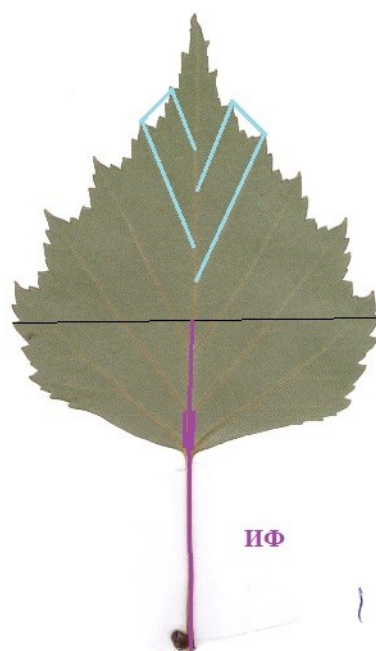


Рисунок 5.2 – Схема листа *B. pendula* с указанием морфологических признаков двух групп индикаторов: эколого-биологические индикаторы – голубой цвет, экологические – малиновый

Эти признаки лежат в основе формы листовой пластинки и обуславливают степень вытянутости верхушки листовой пластинки и расширения ее основания (Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1962).

Известно, что сначала листовая пластинка удлиняется путем апикального роста. По достижении зачатком длины от 0,8–3,0 мм прекращается апикальный рост и начинается интеркалярный рост листового зачатка, сосредоточенный в основании будущей листовой пластинки. Оба эти типа роста приводят к образованию осевой части, то есть области средней жилки листовой пластинки. Развитие самой пластинки происходит за счет краевой, или маргинальной меристемы (Лотова, 2001; Красильникова, Садовниченко, 2004). Развитие отдельных частей листа происходит в разные временные периоды (внутрипочечная (закрытая) стадия – с мая предыдущего года по май текущего и внепочечная (открытая) стадия – с мая текущего года до полного окончания роста листа – июль текущего года) (Николаева, Лери, Веселкова, 2011а, б) и за счет разных типов меристем. Верхняя часть листа во внутрипочечной фазе растет за счет апикальной меристемы, а нижняя – за счет вставочной. Следовательно, развитие отдельных частей листа происходит за счет разных типов меристем в разные периоды.

Таким образом, для признаков из групп экологических и эколого-биологических индикаторов характерен рост за счет разных меристем. Признаки, относящиеся к экологическим индикаторам (длина черешка, расстояние от самой широкой части до основания листовой пластинки, расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок), связаны с деятельностью интеркалярной меристемы. Индекс формы листовой пластинки – результат деятельности апикальной, вставочной и маргинальной меристем. Признаки из группы эколого-биологических индикаторов (4 и 5-я боковые жилки первого порядка и расстояние между их концами) растут за счет маргинальной меристемы.

Далее будет рассмотрена зависимость признаков, входящих в группы экологических и эколого-биологических индикаторов адаптивной изменчивости, от погодных факторов.

5.2 Влияние экологических факторов на изменчивость эколого-зависимых признаков листа *B. pendula*

Для свертки эмпирического материала возможно усреднение значений признака с левой и правой сторон в случае отсутствия статистически значимых различий между сторонами листа. Сравнение парных эколого-зависимых признаков (длина 4 и 5-й боковых жилок первого порядка, расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка, расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка) с правой и левой сторон листа выполнено методом однофакторного дисперсионного анализа (F -критерий) (Таблица 5.2).

Таблица 5.2 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа различий эколого-зависимых признаков между сторонами листа

Участок	Признак (левая/правая стороны листа)	Год	df	F	p	Доля объясненной дисперсии, %
Фон	Длина 4-й боковой жилки первого порядка	2016	1; 197	0,21	0,65	0,11
		2017	1; 99	0,05	0,83	0,05
		2018	1; 99	0,14	0,71	0,14
		2019	1; 99	0,44	0,51	0,44
	Длина 5-й боковой жилки первого порядка	2016	1; 197	0,07	0,79	0,04
		2017	1; 99	0,03	0,86	0,03
		2018	1; 99	0,16	0,59	0,17
		2019	1; 99	0,28	0,60	0,29
	Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка	2016	1; 197	0,62	0,43	0,32
		2017	1; 99	0,01	0,94	0,01
		2018	1; 99	0,09	0,77	0,09
		2019	1; 99	0,06	0,82	0,06
	Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка	2016	1; 197	0,35	0,56	0,18
		2017	1; 99	0,15	0,70	0,15
		2018	1; 99	0,01	0,92	0,01
		2019	1; 99	0,15	0,70	0,15
Буфер-1	Длина 4-й боковой жилки первого порядка	2016	1; 197	0,48	0,49	0,24
		2017	1; 99	0,01	0,94	0,01
		2018	1; 99	0,02	0,89	0,02
		2019	1; 99	0,01	0,94	0,01
	Длина 5-й боковой жилки первого порядка	2016	1; 197	0,76	0,38	0,38
		2017	1; 99	0,02	0,90	0,02
		2018	1; 99	0,06	0,80	0,06
		2019	1; 99	0,19	0,66	0,19
	Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка	2016	1; 197	0,00	0,99	0,01
		2017	1; 99	0,36	0,55	0,37
		2018	1; 99	0,13	0,72	0,13
		2019	1; 99	0,16	0,69	0,17
	Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка	2016	1; 197	0,03	0,86	0,01
		2017	1; 99	2,39	0,13	2,38
		2018	1; 99	0,04	0,84	0,04
		2019	1; 99	0,18	0,67	0,18

Продолжение таблицы 5.2

Участок	Признак (левая/правая стороны листа)	Год	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	Доля объясненной дисперсии, %
Буфер-2	Длина 4-й боковой жилки первого порядка	2016	1; 197	0,05	0,82	0,03
		2017	1; 99	0,08	0,78	0,08
		2018	1; 99	0,07	0,79	0,07
		2019	1; 99	0,04	0,84	0,04
	Длина 5-й боковой жилки первого порядка	2016	1; 197	0,07	0,79	0,04
		2017	1; 99	0,18	0,67	0,19
		2018	1; 99	0,60	0,44	0,61
		2019	1; 99	0,77	0,38	0,78
	Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка	2016	1; 197	1,75	0,19	0,87
		2017	1; 99	0,50	0,48	0,50
		2018	1; 99	0,66	0,42	0,67
		2019	1; 99	0,25	0,62	0,25
Буфер-2	Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка	2016	1; 197	0,05	0,83	0,02
		2017	1; 99	0,94	0,33	0,95
		2018	1; 99	0,03	0,87	0,03
		2019	1; 99	1,00	0,32	1,00
Импакт-1	Длина 4-й боковой жилки первого порядка	2016	1; 197	0,08	0,78	0,04
		2017	1; 99	0,22	0,64	0,22
		2018	1; 99	0,04	0,85	0,04
		2019	1; 99	0,09	0,77	0,09
	Длина 5-й боковой жилки первого порядка	2016	1; 197	0,27	0,61	0,13
		2017	1; 99	0,01	0,97	0,001
		2018	1; 99	0,15	0,70	0,15
		2019	1; 99	0,62	0,43	0,63
	Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка	2016	1; 197	0,64	0,43	0,32
		2017	1; 99	0,79	0,37	0,80
		2018	1; 99	0,58	0,45	0,59
		2019	1; 99	0,27	0,60	0,28
	Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка	2016	1; 197	0,41	0,53	0,20
		2017	1; 99	0,11	0,74	0,12
		2018	1; 99	0,01	0,98	0,001
		2019	1; 99	0,89	0,35	0,90
Импакт-2	Длина 4-й боковой жилки первого порядка	2016	1; 197	0,06	0,81	0,03
		2017	1; 99	1,11	0,30	1,11
		2018	1; 99	0,01	0,95	0,003
		2019	1; 99	0,01	0,98	0,001
	Длина 5-й боковой жилки первого порядка	2016	1; 197	0,17	0,68	0,09
		2017	1; 99	0,79	0,38	0,80
		2018	1; 99	0,01	0,93	0,01
		2019	1; 99	0,01	1,00	0,001
	Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка	2016	1; 197	0,11	0,74	0,06
		2017	1; 99	0,01	0,99	0,001
		2018	1; 99	0,27	0,61	0,27
		2019	1; 99	0,08	0,78	0,08
	Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка	2016	1; 197	0,38	0,54	0,19
		2017	1; 99	0,01	0,99	0,001
		2018	1; 99	2,01	0,16	2,01
		2019	1; 99	0,08	0,78	0,08

Результаты однофакторного анализа свидетельствуют об отсутствии статистически значимых различий между значениями признака с разных сторон листа. Подобная закономерность характерна для растений со всех исследуемых территорий в течение всего периода наблюдения.

Последнее позволяет усреднить значения исследуемых парных признаков листа, и в дальнейшем при оценке их зависимости от погодных факторов использовать средние показатели.

Представляло интерес оценить статистическую значимость влияния исследуемых факторов на экологические индикаторы: расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок, расстояние от самой широкой части листа до основания листовой пластинки, индекс формы листа (ИФ), длину черешка, а также на эколого-биологические индикаторы: длину 4 и 5-й боковой жилки первого порядка, расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок.

Статистическую значимость влияния отдельных экологических факторов на исследуемые эколого-зависимые признаки оценивали с помощью трехфакторного дисперсионного анализа отдельно для каждого локалитета. В качестве факторов, действующих на признаки, выбраны вегетационные сезоны (фактор «год» – 4 градации), различия между деревьями (фактор «дерево» – 10 градаций), различия между листьями (фактор «лист» – 5 градаций). Как было показано выше, различия между признаками с правой и левой сторон листа статистически незначимы. В связи с этим в трехфакторный дисперсионный анализ включены усредненные значения парных признаков. Важно оценить не только статистическую значимость влияния исследуемых экологических факторов на морфологические признаки листа, но и долю дисперсии, которая вызвана каждым фактором.

На фоновом участке факторы «год» и «дерево» оказывают статистически значимое влияние на все исследуемые эколого-зависимые признаки (Таблица 5.3). Исключение составляет индекс формы листа (признак 44), который у растений с фонового участка в разные годы не различается. Различия между

листьями по исследуемым признакам статистически незначимы: они объясняют не более 3 % изменчивости эколого-зависимых признаков.

Таблица 5.3 – Результаты трехфакторного дисперсионного анализа зависимости эколого-биологических признаков листа *B. pendula* с участка Фон от исследуемых факторов

Признак	Фактор	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	Доля объясненной дисперсии, %
Длина 4-й боковой жилки первого порядка	год	3; 199	30,92	<< 0,001	25,76
	дерево	9; 199	9,33	<< 0,001	23,32
	лист	4; 199	0,08	0,99	0,17
Длина 5-й боковой жилки первого порядка	год	3; 199	17,76	<< 0,001	17,97
	дерево	9; 199	6,68	<< 0,001	20,26
	лист	4; 199	0,05	0,99	0,11
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок	год	3; 199	18,55	<< 0,001	18,39
	дерево	9; 199	6,71	<< 0,001	19,96
	лист	4; 199	0,90	0,47	1,97
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок	год	3; 199	9,69	<< 0,001	12,07
	дерево	9; 199	2,99	0,01	11,16
	лист	4; 199	0,45	0,76	0,97
Длина черешка	год	3; 199	10,06	<< 0,001	12,12
	дерево	9; 199	3,49	<< 0,001	12,59
	лист	4; 199	1,14	0,34	2,49
Расстояние от самой широкой части листа до основания	год	3; 199	14,35	<< 0,001	15,23
	дерево	9; 199	5,84	<< 0,001	18,60
	лист	4; 199	1,02	0,40	2,23
ИФ	год	3; 199	1,28	0,28	1,74
	дерево	9; 199	3,54	<< 0,001	14,45
	лист	4; 199	0,38	0,82	0,84

В большинстве случаев вклад фактора «дерево» в общую изменчивость конкретного признака выше, чем фактора «год». Это относится к следующим признакам: длина 5-й боковой жилки первого порядка (признаки 9–10), расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок (признаки 17–18), длина черешка (признак 29), расстояние от самой широкой части листа до основания (признак 43). Изменчивость таких признаков, как длина 4-й боковой жилки первого порядка (признаки 7–8) и расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок (признаки 19–20), в большей степени обусловлена различиями между годами, чем между деревьями.

В среднем вклад каждого фактора в общую изменчивость эколого-зависимых признаков на фоновом участке не превышает 26 %. Доля объясненной дисперсии, обусловленной различиями между деревьями, – от 11 до 23 % в зависимости от конкретного признака; различиями между годами – 12–26 %, за исключением ИФ (признак 44) – доля объясненной дисперсии – 1,74 %.

На участке Буфер-1 статистически значимые различия между годами, а также между деревьями показаны для длины 4-й боковой жилки первого порядка (признаки 7–8), расстояния между концами 4 и 5-й боковых жилок (признаки 17–18), расстояния от самой широкой части листа до основания (признак 43), ИФ (признак 44) (Таблица 5.4).

Таблица 5.4 – Результаты трехфакторного дисперсионного анализа зависимости эколого-биологических признаков листа *B. pendula* с участка Буфер-1 от исследуемых факторов

Признак	Фактор	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	Доля объясненной дисперсии, %
Длина 4-й боковой жилки первого порядка	год	3; 199	5,52	0,01	6,61
	дерево	9; 199	4,79	<< 0,001	17,20
	лист	4; 199	1,97	0,10	4,31
Длина 5-й боковой жилки первого порядка	год	3; 199	3,45	0,05	4,38
	дерево	9; 199	4,06	<< 0,001	15,48
	лист	4; 199	1,55	0,19	3,38
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок	год	3; 199	4,57	0,01	5,99
	дерево	9; 199	3,18	0,01	12,51
	лист	4; 199	0,88	0,48	1,93
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок	год	3; 199	0,53	0,66	0,79
	дерево	9; 199	1,39	0,19	6,19
	лист	4; 199	1,33	0,26	2,91
Длина черешка	год	3; 199	0,60	0,62	0,88
	дерево	9; 199	1,72	0,09	7,65
	лист	4; 199	0,44	0,78	0,97
Расстояние от самой широкой части листа до основания	год	3; 199	10,65	<< 0,001	9,50
	дерево	9; 199	13,43	<< 0,001	35,92
	лист	4; 199	0,16	0,96	0,35
ИФ	год	3; 199	4,65	0,01	6,02
	дерево	9; 199	3,56	<< 0,001	13,80
	лист	4; 199	0,72	0,58	1,56

При этом в большей степени вклад в общую изменчивость конкретного признака вносит фактор «дерево» (максимальная доля объясненной дисперсии – 36 % для признака 43, в среднем значения от 12 до 17 %). Вклад фактора «год» составляет не более 7 %. Не установлено статистически значимых различий между листьями. Доля влияния этого фактора – менее 5 %.

Не установлено статистически значимых различий между вегетационным сезонами и между деревьями по признакам «расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок» (признак 19–20) и «длина черешка» (признак 29).

На участке Буфер-2 показано статистически значимое влияние факторов «год» и «дерево» на длину 4-й боковой жилки первого порядка (признаки 7–8), длину 5-й боковой жилки первого порядка (признаки 9–10), расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок (признаки 19–20), ИФ (признак 44) (Таблица 5.5).

Таблица 5.5 – Результаты трехфакторного дисперсионного анализа зависимости эколого-биологических признаков листа *V. pendula* с участка Буфер-2 от исследуемых факторов

Признак	Фактор	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	Доля объясненной дисперсии, %
Длина 4-й боковой жилки первого порядка	год	3; 199	16,71	<< 0,001	18,35
	дерево	9; 199	4,23	<< 0,001	13,95
	лист	4; 199	0,46	0,77	1,00
Длина 5-й боковой жилки первого порядка	год	3; 199	12,63	<< 0,001	14,52
	дерево	9; 199	4,15	<< 0,001	14,31
	лист	4; 199	0,66	0,62	1,43
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок	год	3; 199	7,30	<< 0,001	9,87
	дерево	9; 199	1,79	0,07	7,28
	лист	4; 199	0,19	0,94	0,42
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок	год	3; 199	5,39	0,01	6,36
	дерево	9; 199	5,88	<< 0,001	20,83
	лист	4; 199	0,53	0,72	1,15
Длина черешка	год	3; 199	1,78	0,15	2,41
	дерево	9; 199	3,50	<< 0,001	14,24
	лист	4; 199	0,41	0,80	0,89
Расстояние от самой широкой части листа до основания	год	3; 199	0,67	0,57	0,81
	дерево	9; 199	6,27	<< 0,001	23,00
	лист	4; 199	0,95	0,44	2,07
ИФ	год	3; 199	4,72	0,01	5,48
	дерево	9; 199	6,03	<< 0,001	21,00
	лист	4; 199	1,71	0,15	3,73

При этом вклад фактора «дерево» в общую изменчивость перечисленных последних двух признаков (признаки 19–20 и 44) больше, чем фактора «год». Доля дисперсии, объясненной различиями между деревьями, составляет 21 %, между годами – не более 5–6 %. Для остальных двух признаков, наоборот, вклад фактора «дерево» меньше: доля объясненной дисперсии по факторам «дерево» и «год» для признака «длина 4-й боковой жилки первого порядка» (признаки 7–8) – 14 и 18 % соответственно, для признака «длина 5-й боковой жилки первого порядка» – 14 и 15 % соответственно.

На признак «расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок» (признаки 17–18) статистически значимое влияние оказывает только фактор «год». Доля объясненной дисперсии – 10 %. А на признаки «длина черешка» (признак 29) и «расстояние от самой широкой части листа до основания» (признак 43) статистически значимое влияние оказывает только фактор «дерево». Доля объясненной дисперсии – 14 и 23 % соответственно.

Различия между листьями у растений на этом участке по признакам, относящимся к эколого-биологическим индикаторам, статистически незначимы. Доля объясненной дисперсии составляет не более 4 %.

Наибольший вклад (до 31 %) в общую изменчивость большинства эколого-зависимых признаков листьев *Betula pendula* Roth с участка Импакт-1 вносит фактор «год» (Таблица 5.6). Различия между деревьями объясняют не более 12 % общей изменчивости исследуемых морфологических признаков. Исключение – признак «длина 4-й боковой жилки первого порядка», для которого на участке Импакт-1 характерно большее влияние фактора «дерево» (доля объясненной дисперсии – 8,76 %), чем «год» (доля объясненной дисперсии – 4,12 %).

Значимое влияние на изменчивость признака «расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок» (признаки 17–18) оказывает только один фактор – «год» (4,86 %), а на «признак длина 5-й боковой жилки первого порядка» (признаки 9–10) – только фактор дерево (8,51 %).

Вклад фактора «лист» в изменчивость всех исследуемых эколого-зависимых признаков у растений с этого участка минимален (не более 1 %) и статистически незначим.

Таблица 5.6 – Результаты трехфакторного дисперсионного анализа зависимости эколого-биологических признаков листа *B. pendula* с участка Импакт-1 от исследуемых факторов

Признак	Фактор	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	Доля объясненной дисперсии, %
Длина 4-й боковой жилки первого порядка	год	3; 199	2,92	0,05	4,12
	дерево	9; 199	2,07	0,05	8,76
	лист	4; 199	0,53	0,71	1,16
Длина 5-й боковой жилки первого порядка	год	3; 199	1,16	0,33	1,68
	дерево	9; 199	1,95	0,05	8,51
	лист	4; 199	0,57	0,68	1,25
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок	год	3; 199	3,45	0,05	4,86
	дерево	9; 199	1,75	0,08	7,41
	лист	4; 199	0,89	0,47	1,95
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок	год	3; 199	15,33	<< 0,001	17,97
	дерево	9; 199	2,16	0,05	7,59
	лист	4; 199	1,87	0,12	4,08
Длина черешка	год	3; 199	11,55	<< 0,001	13,72
	дерево	9; 199	3,36	<< 0,001	11,95
	лист	4; 199	1,19	0,32	2,60
Расстояние от самой широкой части листа до основания	год	3; 199	31,35	<< 0,001	30,77
	дерево	9; 199	2,64	0,01	7,77
	лист	4; 199	1,22	0,30	2,67
ИФ	год	3; 199	11,39	<< 0,001	14,05
	дерево	9; 199	2,72	0,01	10,05
	лист	4; 199	0,37	0,83	0,81

На участке Импакт-2 факторы «год» и «дерево» оказывают статистически значимое влияние на изменчивость таких эколого-зависимых признаков, как расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок (признаки 17–18), длина черешка (признак 29), расстояние от самой широкой части листа до основания (признак 43). При этом в большей степени оказывает влияние фактор «год» (доля объясненной дисперсии до 40 %), чем фактор «дерево» – до 22 % (Таблица 5.7).

Таблица 5.7 – Результаты трехфакторного дисперсионного анализа зависимости эколого-биологических признаков листа *B. pendula* с участка Импакт-2 от исследуемых факторов

Признак	Фактор	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	Доля объясненной дисперсии, %
Длина 4-й боковой жилки первого порядка	год	3; 199	34,83	<< 0,001	33,15
	дерево	9; 199	1,93	0,05	5,50
	лист	4; 199	2,60	0,05	5,68
Длина 5-й боковой жилки первого порядка	год	3; 199	21,02	<< 0,001	23,80
	дерево	9; 199	1,49	0,16	5,05
	лист	4; 199	1,38	0,24	3,01
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок	год	3; 199	27,29	<< 0,001	27,84
	дерево	9; 199	2,78	0,01	8,51
	лист	4; 199	1,05	0,38	2,29
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок	год	3; 199	14,07	<< 0,001	17,53
	дерево	9; 199	1,50	0,15	5,62
	лист	4; 199	0,51	0,73	1,12
Длина черешка	год	3; 199	62,77	<< 0,001	39,45
	дерево	9; 199	11,33	<< 0,001	21,36
	лист	4; 199	1,02	0,40	2,23
Расстояние от самой широкой части листа до основания	год	3; 199	14,60	<< 0,001	17,68
	дерево	9; 199	1,95	0,05	7,07
	лист	4; 199	0,84	0,50	1,84
ИФ	год	3; 199	1,15	0,33	1,62
	дерево	9; 199	2,16	0,05	9,14
	лист	4; 199	1,74	0,14	3,80

На признаки «расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок» (признаки 19–20) (вклад фактора в общую дисперсию признака – 17,53 %), «длина 5-й боковой жилки первого порядка» (признаки 9–10) (доля объясненной дисперсии – 23,80 %), «длина 4-й боковой жилки первого порядка» (признаки 7–8) (вклад фактора – 33,15 %) статистически значимое влияние оказывает только фактор «год». На признак «ИФ» (признак 44) статистически значимое влияние оказывает только фактор «дерево». Доля объясненной дисперсии – 9,14 %.

Листья у деревьев с этого участка статистически значимо различаются только по длине 4-й боковой жилки первого порядка (признак 7–8). Доля дисперсии, объясненной этим фактором, составляет 5,68 %. В остальных случаях влияние фактора «лист» статистически незначимо. Доля объясненной дисперсии не превышает 4,0 %.

Таким образом, результаты трехфакторного дисперсионного анализа свидетельствуют о различной степени влияния факторов «год», «дерево», «лист» на эколого-зависимые морфологические признаки листа *B. pendula*, произрастающей в градиенте техногенной трансформации почвы. Не установлено статистически значимого различия в исследуемых признаках между листьями. Доля дисперсии признаков, объясненной этим фактором, у деревьев со всех участков минимальна. Обращает на себя внимание изменение вклада факторов «год» и «дерево» в общую изменчивость эколого-зависимых признаков в градиенте техногенной трансформации почвы. Так, если на фоновом участке оба этих фактора вносят почти равный вклад в общую дисперсию исследуемых признаков (11–23 % и 12–26 % соответственно), то на участках буферной зоны большая доля дисперсии признаков обусловлена различиями между деревьями (Б-1: 12–17 и 7 %; Б-2: 21 и 5–6 % соответственно), а на территориях импактной зоны – различиями между годами (И-1: 12 и 31 %, И-2: 22 и 40 % соответственно). Таким образом, в градиенте техногенной трансформации почвы меняется ведущий фактор, обуславливающий общую изменчивость эколого-зависимых признаков.

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 (5 градаций) и год (4 градации), в качестве случайных – дерево (10 градаций) и лист (5 градаций) (Таблица 5.8).

Установлено, что статистически значимое влияние на изменчивость всех исследуемых эколого-зависимых признаков оказывают факторы «участок» и «год». При этом вклад фактора «участок» в общую изменчивость конкретного признака всегда выше (11–26 %), чем фактора «год» (1–4 %). Кроме того, изменчивость таких признаков, как длина 4-й боковой жилки первого порядка (признаки 7–8), длина 5-й боковой жилки первого порядка (признаки 9–10), длина черешка (признак 29), ИФ (признак 44), обусловлена еще и различиями между деревьями.

Таблица 5.8 – Результаты многофакторного дисперсионного анализа зависимости эколого-зависимых признаков листа *B. pendula* от исследуемых экологических факторов

Признак	Фактор	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	Доля объясненной дисперсии, %
Длина 4-й боковой жилки первого порядка	участок	4; 999	33,27	<< 0,001	13,59
	год	3; 999	16,59	0,001	4,11
	дерево	9; 999	4,58	0,001	3,40
	лист	4; 999	1,95	0,10	0,80
Длина 5-й боковой жилки первого порядка	участок	4; 999	24,68	<< 0,001	10,09
	год	3; 999	11,69	0,001	3,06
	дерево	9; 999	3,14	0,001	2,46
	лист	4; 999	1,44	0,22	0,59
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок	участок	4; 999	31,61	<< 0,001	12,92
	год	3; 999	5,80	0,001	1,52
	дерево	9; 999	1,67	0,09	1,31
	лист	4; 999	1,75	0,14	0,71
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок	участок	4; 999	60,84	<< 0,001	24,86
	год	3; 999	5,65	0,001	1,35
	дерево	9; 999	0,98	0,46	0,70
	лист	4; 999	0,92	0,45	0,38
Длина черешка	участок	4; 999	31,26	<< 0,001	12,77
	год	3; 999	12,87	0,001	3,29
	дерево	9; 999	2,27	0,05	1,74
	лист	4; 999	2,26	0,06	0,92
Расстояние от самой широкой части листа до основания	участок	4; 999	63,75	<< 0,001	26,04
	год	3; 999	9,52	0,001	2,24
	дерево	9; 999	1,42	0,17	1,00
	лист	4; 999	0,38	0,82	0,16
ИФ	участок	4; 999	38,84	<< 0,001	15,87
	год	3; 999	8,17	0,001	2,07
	дерево	9; 999	2,23	0,05	1,69
	лист	4; 999	1,58	0,18	0,64

Различия между листьями по исследуемым признакам статистически незначимы. Доля объясненной дисперсии минимальна и составляет не более 1 %.

Таким образом, результаты трехфакторного и многофакторного дисперсионного анализа зависимости эколого-биологических признаков листа *B. pendula* от исследуемых экологических факторов свидетельствуют о том, что межгодовая изменчивость в большей степени характерна для растений импактной зоны, а для растений фоновых и слабозагрязненных территорий – индивидуальная. В целом в изменчивость всех эколого-зависимых признаков

наибольший вклад вносит фактор участок. Различия между листьями по исследуемым признакам статистически незначимы.

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

Представляло интерес проанализировать изменение индикаторной роли исследуемых признаков листа *V. pendula* в градиентах техногенной трансформации почвы и неблагоприятности погодных условий.

5.3.1 Изменение индикаторной роли морфологических признаков листа в градиенте техногенной трансформации почвы

На первом этапе рассмотрено изменение индикаторной роли морфологических признаков при переходе от фонового участка к импактному отдельно для каждого исследуемого года. В анализ включены следующие признаки: усредненное значение длины 1–5-й боковых жилок первого порядка (номер признака – 1), усредненное значение расстояний между концами 1–5-й боковых жилок первого порядка (2), длина листовой пластинки (3), ширина листовой пластинки (4), длина черешка (5), усредненное значение углов отхождения 1–5-й боковых жилок первого порядка от центральной жилки (6), индекс формы листовой пластинки (7), индекс листовой пластинки (8), индекс листа (9), усредненное значение расстояний между основаниями 1–5-й боковых жилок первого порядка (10). На рисунке (Рисунок 5.3) первая цифра шифра обозначает номер исследуемого признака, вторая – номер участка (Фон – 1, Импакт-2 – 2).

В 2016 г. при переходе от Фона к Импакту-2 показано изменение индикаторной роли с экологической на эколого-биологическую у длины черешка (Рисунок 5.3а). Для этого признака при постоянно высоком уровне общей изменчивости с ростом техногенной нагрузки происходит повышение согласованной изменчивости.

Признак «расстояние между концами боковых жилок первого порядка» с ростом техногенной трансформации почвы переходит из таксономических

в категорию эколого-биологических индикаторов (Рисунок 5.3а). Для него характерно возрастание уровня общей и согласованной изменчивости в условиях высокой техногенной нагрузки. Признак «расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка» в этих условиях проявляет тенденцию увеличения общей изменчивости с переходом из категории таксономических в группу экологических индикаторов (Рисунок 5.3а).

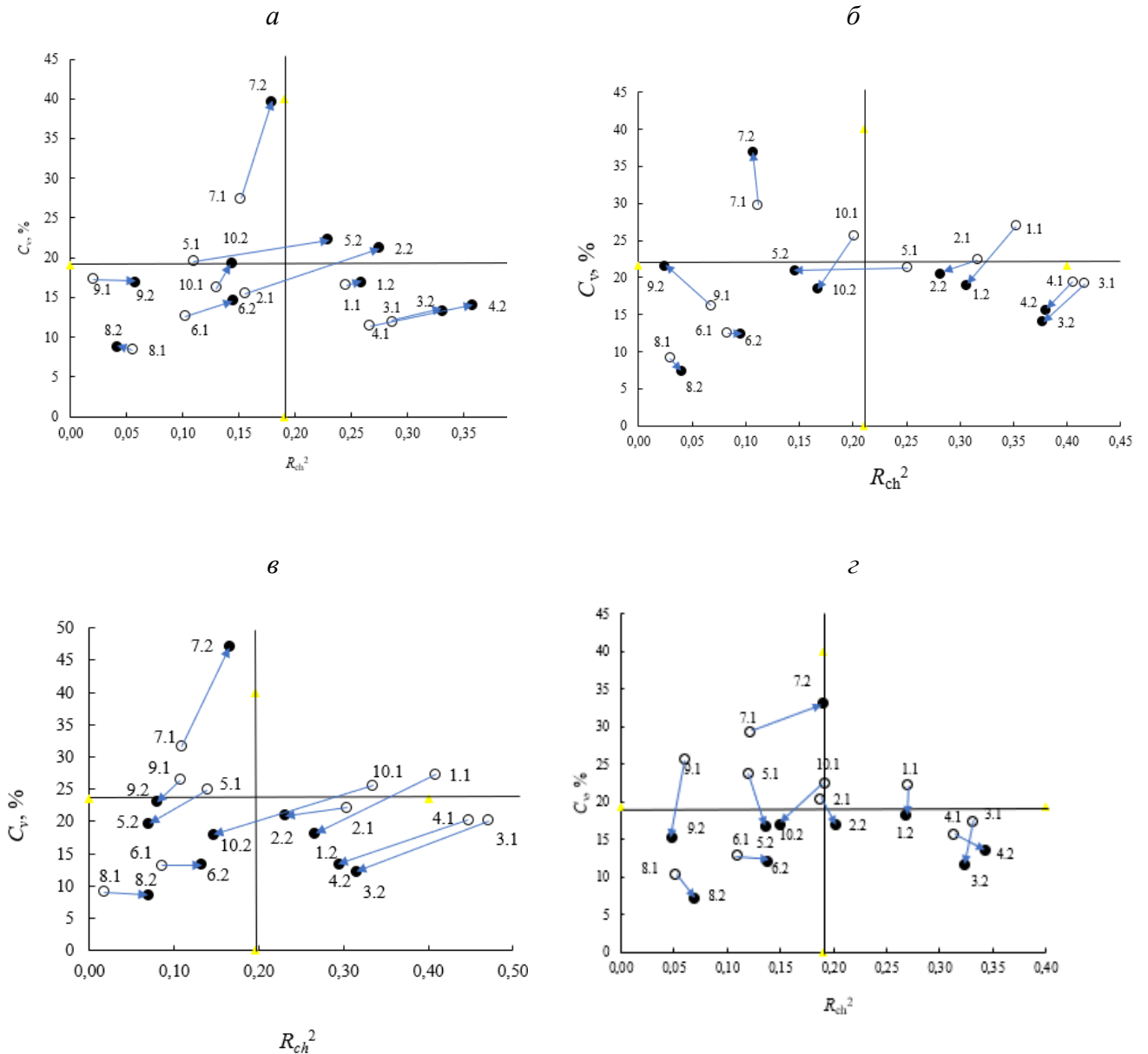


Рисунок 5.3 – Направление изменений индикаторной роли признаков морфологической структуры листа *V. pendula* в градиенте техногенной трансформации почвы. По оси абсцисс – коэффициент детерминации (согласованная изменчивость), по оси ординат – коэффициент вариации (общая изменчивость); первая цифра – номер признака (см. в тексте), вторая – номер участка (см. в тексте) годы: а – 2016 г., б – 2017 г., в – 2018 г., г – 2019 г.

В 2017 г. признак «длина черешка» в градиенте техногенной трансформации почвы переходит из группы биологических индикаторов в группу таксономических индикаторов. У него отмечается снижение уровня согласованной изменчивости (Рисунок 5.3б). У признаков «длина жилки» и «расстояние между концами боковых жилок первого порядка» при постоянно высокой согласованной изменчивости снижается общая изменчивость, и они переходят из группы эколого-биологических в группу биологических индикаторов. Признак «расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка», выполняя роль экологического индикатора на участке Фон, при усилении техногенной трансформации снижает уровень общей изменчивости и переходит в группу таксономических индикаторов.

В 2018 г. признаки «длина черешка» и «индекс листа» в градиенте техногенной трансформации меняют роль экологических индикаторов на таксономические вследствие уменьшения общей изменчивости этих признаков (Рисунок 5.3в). Признак «длина жилки» в этом же градиенте экологического фактора ввиду сохранения высокой согласованной и снижения общей изменчивости переходит из группы эколого-биологических в группу биологических индикаторов. Признак «расстояние между основаниями жилок» переходит из группы эколого-биологических индикаторов в группу таксономических индикаторов. У данного признака снижается уровень общей и согласованной изменчивости.

В 2019 г. у признака «длина боковой жилки первого порядка» при сохранении высокой согласованной снижается уровень общей изменчивости. Следствием этого является его переход из группы эколого-биологических индикаторов в группу биологических (Рисунок 5.3г). Незначительно увеличивается согласованная изменчивость, и уменьшается величина общей изменчивости признака «расстояние между концами боковых жилок первого порядка». Данный признак переходит из группы экологических индикаторов в группу биологических индикаторов. На фоне усиления техногенной трансформации почвы отмечается изменение роли экологических индикаторов

на таксономические индикаторы у признаков «длина черешка» и «индекс листа»: наблюдается уменьшение общей изменчивости этих признаков. Признак «расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка», находясь очень близко к границе «экологический – эколого-биологический индикатор» переходит в группу таксономических индикаторов, проявляя тенденцию уменьшения показателей общей и согласованной изменчивости.

Таким образом, в исследуемый период в градиенте техногенной трансформации почвы (Фон → Импакт-2) происходит изменение индикаторной роли практически одних и тех же признаков морфологической структуры листа *V. pendula* (Таблица 5.9).

Таблица 5.9 – Изменение индикаторной роли признаков в градиенте техногенной трансформации почвы в разные годы

СБП, балл	Морфологические признаки листа				
	длина жилки (1)	расстояние между концами жилок (2)	длина черешка (5)	ИЛ (9)	расстояние между основаниями жилок (10)
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

Примечание – группы индикаторов адаптивной изменчивости организма: Э – экологический, Э-Б – эколого-биологический, Б – биологический, Т – таксономический; «→» – индикаторная роль не изменяется. В скобках даны номера признаков: усредненное значение длины 1–5-й боковых жилок первого порядка (1), усредненное значение расстояний между концами 1–5-й боковых жилок первого порядка (2), длина черешка (5), индекс листа (9), усредненное значение расстояний между основаниями 1–5-й боковых жилок первого порядка (10).

Независимо от года наблюдения индикаторную роль меняют такие признаки, как длина черешка и расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка. Ряд морфологических признаков листа *V. pendula* в разные годы демонстрируют одни и те же переходы из одной индикаторной группы в другую. Это такие признаки, как длина жилки (переходит из группы эколого-биологических в группу биологических индикаторов), индекс листа (переходит из группы экологических индикаторов в группу таксономических).

Отметим, что есть признаки, которые не меняют своей индикаторной роли в градиенте трансформации почвы. Это такие признаки, как угол отхождения боковой жилки первого порядка от центральной и индекс листовой пластинки. Они стабильно относятся к группе таксономических индикаторов. Длина и ширина листовой пластинки всегда входят в группу биологических индикаторов. Независимо от года наблюдения индекс формы листовой пластинки стабильно остается в группе экологических индикаторов, при этом при переходе от участка Фон к Импакт-2 уровень его общей изменчивости повышается. То есть при усилении техногенного стресса наблюдается усиление индикаторной роли этого признака.

При обобщении результатов структуры изменчивости листьев выявлено, что для большинства признаков при усилении стресса наблюдается снижение общей и согласованной изменчивости. Аналогичные результаты низкой эндогенной и индивидуальной изменчивости признаков генеративной сферы были получены Т. В. Жуйковой с соавт. (Жуйкова, Коваленко, Мезина, 2021) при изучении мужского гаметофита морфологических форм *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. в аналогичных условиях техногенной трансформации почвы.

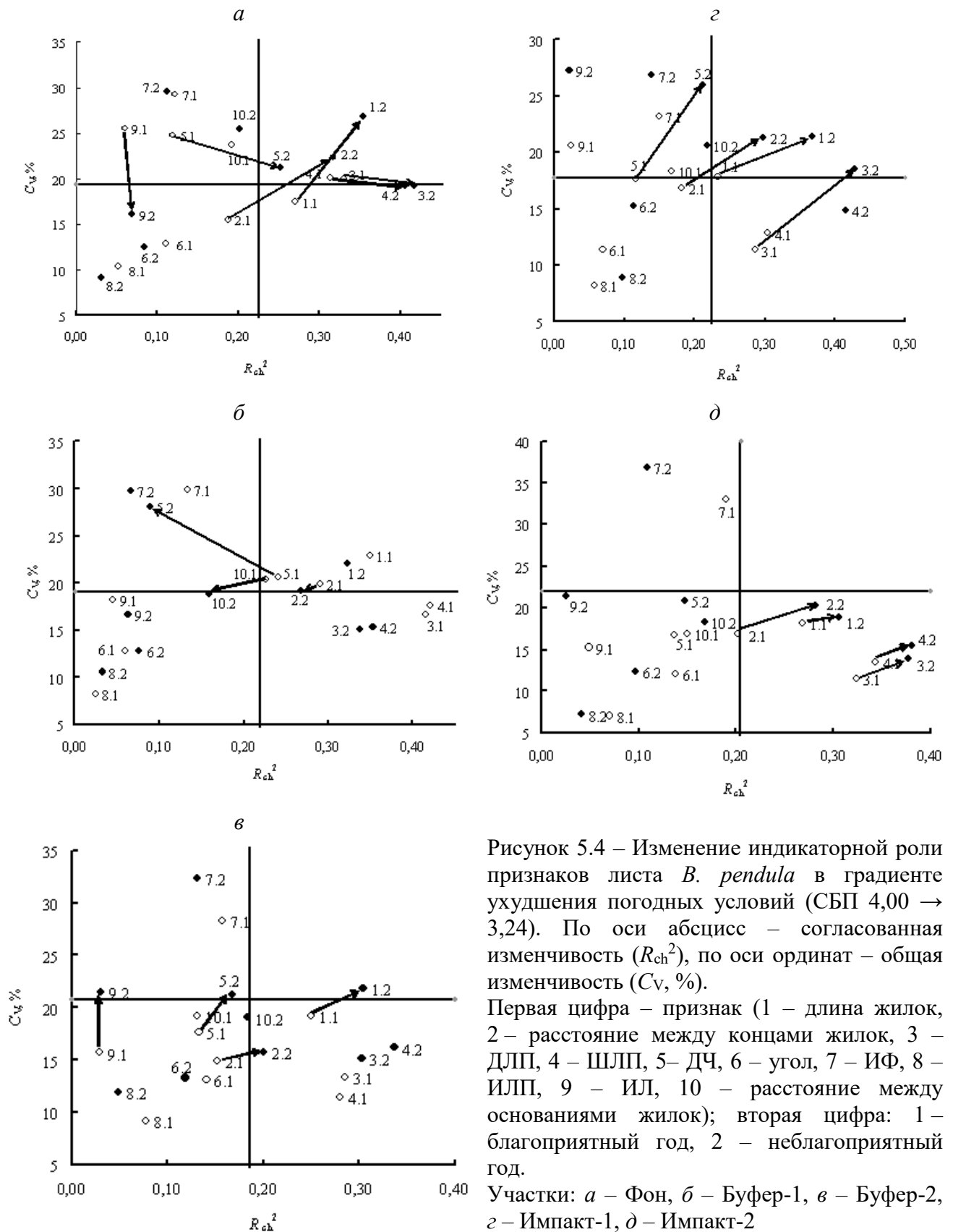
Несмотря на то что большинство исследователей рассматривают снижение изменчивости в случае превышения защитного потенциала какого-либо изменяющегося признака в качестве показателя низкой устойчивости природных популяций живых организмов (Ловелиус, 1979; Северцов, 1990, 2014; Веселова, Веселовский, Чернавский, 1993; Экологическое нормирование антропогенных нагрузок ... , 1993), ряд авторов констатирует тот факт, что низкая степень изменчивости – это показатель высокой адаптированности организмов к неблагоприятным условиям среды (Симинел, Кильчевская, 1984; Авров, 1996; Титов, Кузьмин, Шмыров, 2007; Чернодубов, 2009; Самофертильность у сосны обыкновенной ... , 2009; Чекменева, 2011). С точки зрения ряда авторов, стрессовый фактор может приводить к избыточной активации метаболизма растительного организма, следствием чего является повышение общих адаптивных механизмов неспецифической устойчивости (Шакирова, 2001;

Ishikama, Robertson, Gusta, 1995; Hughes, Dunn, 1996; Modulation of D1 protein turnover under cadmium and heat stress ... , 1999). Следовательно, низкая степень изменчивости может быть причиной устойчивости признака к действию неблагоприятных условий среды и обусловлена генотипическими особенностями растительного организма (Хлебова, Ерещенко, 2014).

5.3.2 Изменение индикаторной роли признаков морфологической структуры листа *B. pendula* в градиенте неблагоприятности погодных условий

На следующем этапе изучено изменение индикаторной роли признаков морфологической структуры листа *B. pendula*, произрастающей в пределах каждого отдельного участка, в градиенте ухудшения степени благоприятности погодных условий от 4,00 до 3,24 балла.

На участке Фон отмечается изменение индикаторной роли следующих признаков листа *B. pendula*: ИЛ, находясь в группе экологических индикаторов, переходит в группу таксономических индикаторов – уменьшается показатель общей изменчивости признака (Рисунок 5.4а). У длины черешка индикаторная роль с экологической меняется на эколого-биологическую, поскольку уровень согласованной изменчивости возрастает. Признаки «длина листовой пластинки» и «ширина листовой пластинки» переходят из группы эколого-биологических индикаторов в группу биологических индикаторов: незначительно снижается показатель общей изменчивости признака. Длина жилки в градиенте ухудшения погодных условий проявляет тенденцию увеличения общей и согласованной изменчивости с переходом из группы биологических в группу эколого-биологических индикаторов. Отмечается изменение индикаторной роли признака расстояние между концами боковых жилок первого порядка. В градиенте ухудшения погодных условий данный признак переходит из группы таксономических индикаторов в группу эколого-биологических индикаторов: отмечается увеличение показателей общей и согласованной изменчивости.



Интерес представляет индекс формы листа. Находясь в группе экологических индикаторов, этот признак демонстрирует незначительное

увеличение уровня общей изменчивости признака и незначительное уменьшение согласованной, то есть при ухудшении погодных условий наблюдается усиление индикаторной роли этого признака. Аналогичная реакция ИФ была отмечена при усилении техногенного стресса.

На участке Буфер-1 при ухудшении степени благоприятности погодных условий у признака «длина черешка» увеличивается общая и снижается согласованная изменчивость, что сопровождается усилением его индикаторной роли и переходом из группы эколого-биологических в группу экологических индикаторов (Рисунок 5.4б). Аналогично ведет себя ИФ: на фоне усиления неблагоприятности погодных условий у него усиливается индикаторная роль, так как увеличивается уровень общей и уменьшается уровень согласованной изменчивости.

Для признака «расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка» характерно уменьшение как согласованной, так и общей изменчивости и переход из группы эколого-биологических в таксономические индикаторы. Как было отмечено выше, такой переход может лежать в основе устойчивости признака к действию неблагоприятных условий среды, которая обусловлена генотипическими особенностями растительного организма

На участке Буфер-2 при ухудшении степени благоприятности погодных условий три признака переходят из группы таксономических индикаторов в другие группы: у признаков «индекс листа» и «длина черешка» увеличивается уровень общей изменчивости признака, и они переходят в группу экологических индикаторов, у признака «расстояние между концами жилок» увеличивается уровень согласованной изменчивости, и он переходит в группу биологических индикаторов (Рисунок 5.4в).

Помимо этого, у признака «длина жилки» наблюдается повышение уровня общей и согласованной изменчивости и изменение индикаторной роли с биологической на эколого-биологическую. Индикаторная роль в градиенте ухудшения погодных условий усиливается у признака «ИФ», поскольку у него

увеличивается уровень общей и уменьшается уровень согласованной изменчивости.

На участке Импакт-1 на фоне ухудшения погодных условий признак «длина листовой пластинки» переходит из группы биологических в группу эколого-биологических индикаторов (наблюдается увеличение показателей общей и согласованной изменчивости) (Рисунок 5.4г).

У признака «расстояние между концами боковых жилок первого порядка» также увеличивается общая и согласованная изменчивость, и он из группы таксономических переходит в группу эколого-биологических индикаторов адаптивной изменчивости организма. Признак «длина черешка» меняет индикаторную роль с таксономической на экологическую, так как происходит увеличение уровня общей изменчивости признака. Признак «индекс формы», как и у растений с других участков, демонстрирует усиление индикаторной роли.

На участке Импакт-2 при снижении степени благоприятности погодных условий только один признак меняет свою индикаторную роль: «расстояние между концами боковых жилок первого порядка» переходит из группы таксономических индикаторов в группу биологических индикаторов, о чем свидетельствует увеличение показателя согласованной изменчивости (Рисунок 5.4д). ИФ у растений с этого участка демонстрирует аналогичную выше описанной реакцию на пессимальную погоду, направленную на усиление экологической роли.

Таким образом, с ухудшением степени благоприятности погодных условий у ряда морфологических признаков листа *B. pendula* меняется индикаторная роль. На фоновом участке количество признаков, меняющих свою индикаторную роль при неблагоприятных погодных условиях, больше, чем на импактном. Возможно, устойчивость растений к техногенной трансформации почвы не является специфичной и способствует низкой чувствительности признаков к неблагоприятным погодным условиям.

Набор признаков, которые меняют свою индикаторную роль на фоне погодного и техногенного стресса, одинаков: длина боковой жилки первого

порядка, расстояние между основаниями и концами жилок, длина черешка, индекс листа. Исключение составляют признаки «длина листовой пластинки» и «ширина листовой пластинки» (Таблица 5.10). Данные морфологические признаки в градиенте ухудшения погодных условий в отличие от градиента техногенной трансформации меняют свою индикаторную роль.

Таблица 5.10 – Изменение индикаторной роли признаков листа в градиенте ухудшения погодных условий

Участок	Морфологические признаки						
	длина жилки (1)	расстояние между концами жилок (2)	длина листовой пластинки (3)	ширина листовой пластинки (4)	длина черешка (5)	ИЛ (9)	расстояние между основаниями жилок (10)
Фон	Т → Э-Б	Т → Э-Б	Э-Б → Б	Э-Б → 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-Б	–	Т → Э	–	–
Импакт-2	–	Т → Б	–	–	–	–	–

Примечание – группы индикаторов адаптивной изменчивости организма: Э – экологический, Э-Б – эколого-биологический, Б – биологический, Т – таксономический; «←» – индикаторная роль не изменяется. В скобках номера следующих признаков: усредненное значение длины 1–5-й боковых жилок первого порядка (1), усредненное значение расстояний между концами 1–5-й боковых жилок первого порядка (2), длина листовой пластинки (3), ширина листовой пластинки (4), длина черешка (5), индекс листа (9), усредненное значение расстояний между основаниями 1–5-й боковых жилок первого порядка (10).

Чаще всего на исследуемых территориях из одной индикаторной группы в другую переходят такие признаки, как расстояние между концами жилок и длина черешка (на четырех территориях из пяти). В градиенте техногенного стресса признак «длина черешка» также наиболее часто меняет индикаторную роль.

Интерес представляет индекс формы листовой пластинки. Оставаясь в группе экологических индикаторов, он проявляет неспецифичную реакцию на неблагоприятные погодные условия или техногенный стресс. В условиях стресса увеличивается общая и снижается согласованная изменчивость, то есть усиливается его индикаторная роль. Данный признак может служить индикатором условий роста и развития листа.

Отметим, что признаки «углы между боковыми и центральной жилками» и «индекс листовой пластинки» вне зависимости от градиента неблагоприятности погоды или загрязнения почвы остаются в группе таксономических индикаторов и своей роли не меняют. Возможно, эти признаки генетически детерминированы. Полученные в ходе исследования результаты согласуются с исследованиями Р. С. Рахмангулова (2017), который изучал структуру морфологической изменчивости листьев *Betula* L. на высотном градиенте и в условиях антропогенной нагрузки.

Таким образом, при неблагоприятных экологических факторах (стресс) индикаторная роль изменяется у сходных морфологических признаков листа, это: длина боковой жилки первого порядка, расстояние между основаниями и концами этих жилок, длина черешка, индекс листа. Однако направление изменения индикаторной роли у этих признаков в градиентах неблагоприятных погодных факторов и техногенного стресса 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, в сторону повышения.

Резюме

Независимо от года наблюдения, к *биологическим* индикаторам относятся длина 1–3-й боковых жилок первого порядка, расстояние между концами боковых жилок первого порядка с 1-й по 4-ю, расстояние между основаниями 4 и 5-й боковых жилок первого порядка, длина и ширина листовой пластинки, расстояние от кончика листовой пластинки до самого широкого места, ширина половины листовой пластинки; к *эколого-биологическим* – длина 4 и 5-й боковых жилок первого порядка (слева и справа), расстояние между концами этих жилок; *таксономическим* – все углы между центральной и боковыми жилками первого порядка (слева и справа), индекс листовой пластинки; в качестве *экологических* индикаторов – расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого

порядка (слева и справа), расстояние от самой широкой части листовой пластинки до ее основания, индекс формы, длина черешка. Эти признаки в период исследования не меняют своей индикаторной роли и стабильно входят в ту или иную индикаторную группу адаптивной изменчивости организма. Остальные исследуемые морфологические признаки листа в разные годы относятся к разным индикаторным группам.

У признаков, обладающих высокой согласованной изменчивостью, в благоприятный по погодным условиям год, как правило, повышается общая изменчивость.

Признаки морфологической структуры листа *V. pendula*, изменчивость которых в большей степени зависит от влияния внешних условий, расположены на верхушке (эколого-биологические индикаторы) и в нижней (экологические индикаторы) части листа. Эти признаки лежат в основе формы листовой пластинки и обуславливают степень вытянутости верхушки листовой пластинки и расширения ее основания.

Установлены высокосignимые различия по исследуемым эколого-биологическим и экологическим морфологическим признакам листа между деревьями и между годами наблюдения на всех участках. Различия между листьями по этим признакам статистически незначимы. В градиенте техногенной трансформации почвы меняется ведущий фактор, обуславливающий общую изменчивость эколого-зависимых признаков: на фоновом участке оба этих фактора вносят почти равный вклад в общую дисперсию исследуемых признаков (11–23 % и 12–26 % соответственно), на участках буферной зоны большая доля дисперсии признаков обусловлена различиями между деревьями (Б-1: 12–17 и 7 %; Б-2: 21 и 5–6 % соответственно), на территориях импактной зоны – различиями между годами (И-1: 12 и 31 %, И-2: 22 и 40 % соответственно).

Результаты многофакторного дисперсионного анализа со смешанными эффектами, в котором в качестве фиксированных факторов выступали участок и год, в качестве случайных – дерево и лист, показали, что на исследуемые морфологические признаки большее влияние оказывают фиксированные

факторы. При этом вклад фактора «участок» в общую изменчивость конкретного признака всегда выше (10–26 %), чем фактора «год» (1–4 %). Межгодовая изменчивость в большей степени характерна для растений импактной зоны, а для растений фоновых и слабозагрязненных территорий – индивидуальная.

Набор признаков, которые меняют свою индикаторную роль в градиенте неблагоприятности погоды и техногенного стресса, сходный: длина боковой жилки первого порядка, расстояние между основаниями и концами жилок, длина черешка, индекс листа. Однако направление изменения индикаторной роли у этих признаков в исследуемых градиентах противоположное: 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, в сторону повышения. Признаки «длина листовой пластинки» и «ширина листовой пластинки» изменяют индикаторную роль только в градиенте неблагоприятности погодных условий.

**Глава 6. Зависимость морфологических признаков листа
V. pendula, произрастающей в градиенте техногенной трансформации
почвы, от погодных факторов**

**6.1 Общая реакция *V. pendula* на погодные условия по морфологическим
признакам из групп экологических и эколого-биологических
индикаторов**

Представляло интерес выяснить, различается ли реакция *V. pendula* на погодные условия по морфологическим признакам листа, относящимся к разным индикаторным группам адаптационной изменчивости. Для оценки межгодовой изменчивости исследуемых морфологических признаков листа *V. pendula* проведен дискриминантный анализ и вычислены средние квадраты расстояния Махаланобиса (SMD). Анализ проведен отдельно для растений с каждого участка. В качестве группирующей переменной использован год наблюдения. В анализ включены данные 2016, 2017, 2018, 2019 гг. Реакция на погодные факторы проанализирована отдельно для группы признаков таксономических, биологических, эколого-биологических и экологических индикаторов адаптивной изменчивости.

Как и следовало ожидать, наименее детерминированные и изменчивые таксономические индикаторы (в нашем случае – расстояние между основаниями 2 и 3-й боковых жилок первого порядка, углы между центральной и первыми пятью боковыми жилками первого порядка, индекс листовой пластинки и индекс листа) в меньшей степени подвержены межгодовым различиям. Реакция растений на погодные условия вегетационного сезона по совокупности признаков этой группы почти не зависит от мест их произрастания и слабо изменяется в градиенте техногенной трансформации почвы (Рисунок 6.1). Это еще раз доказывает автономизированность их развития и подчеркивает их генотипическую природу.

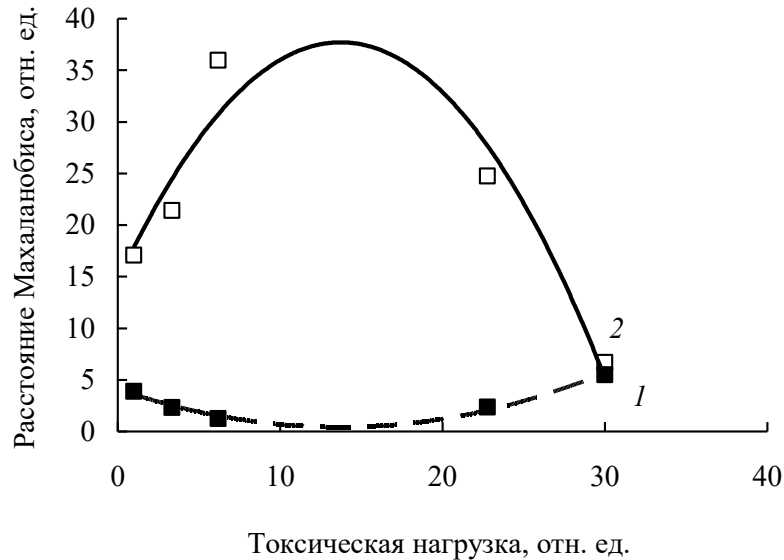


Рисунок 6.1 – Средние значения квадратов расстояний Махаланобиса, характеризующие реакцию растений на условия вегетационного сезона по совокупности признаков листа группы таксономических (1) и биологических (2) индикаторов

В отличие от таксономических, биологические индикаторы – это ключевые признаки. Биологические индикаторы определяют структурную организацию листа и создают образ объекта (Бобокалонов, 2018). Изменение этих показателей определяет общее состояние системы (Ишмуратова, 2006).

В дискриминантный анализ были включены следующие признаки: длины 1, 2, 3-й боковых жилок первого порядка, расстояние между концами 1 и 2-й, 2 и 3-й, 3 и 4-й боковых жилок первого порядка, расстояние между основаниями 3 и 4-й, 4 и 5-й боковых жилок первого порядка, длина листовой пластинки, ширина листа, ширина левой и правой половинок листа, расстояние от кончика листа до самой широкой части. Реакция *B. pendula*, произрастающей в исследуемых локалитетах, на погодные условия носит куполообразный характер с повышением чувствительности к погоде у растений на участках со средним уровнем загрязнения почвы тяжелыми металлами (буферная зона) и снижением в условиях максимального загрязнения почвы.

Снижение чувствительности березы повислой к погодным условиям по группе признаков биологических индикаторов на участке Импакт-2, по сравнению с Импакт-1, может быть обусловлена повышенной устойчивостью деревьев к загрязнению почвы тяжелыми металлами. Возможно, популяция

B. pendula на этом максимально загрязненном участке сформирована более металлоустойчивыми особями. Приспособленность растений к загрязнению неспецифична и может способствовать повышению общей устойчивости организма к неблагоприятным в том числе погодным факторам.

Наибольший интерес представлял анализ зависимости от погоды группы признаков, изменчивость которых определяется преимущественно влиянием внешних факторов. Это эколого-биологические (длина 4 и 5-й боковых жилок первого порядка и расстояние между концами этих жилок) и экологические (расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка, длина черешка, расстояние от самой широкой части листовой пластинки до основания, индекс формы – отношение расстояния от верхушки листовой пластинки до самого широкого места листовой пластинки к расстоянию от самого широкого места листовой пластинки до основания) индикаторы (Рисунок 6.2).

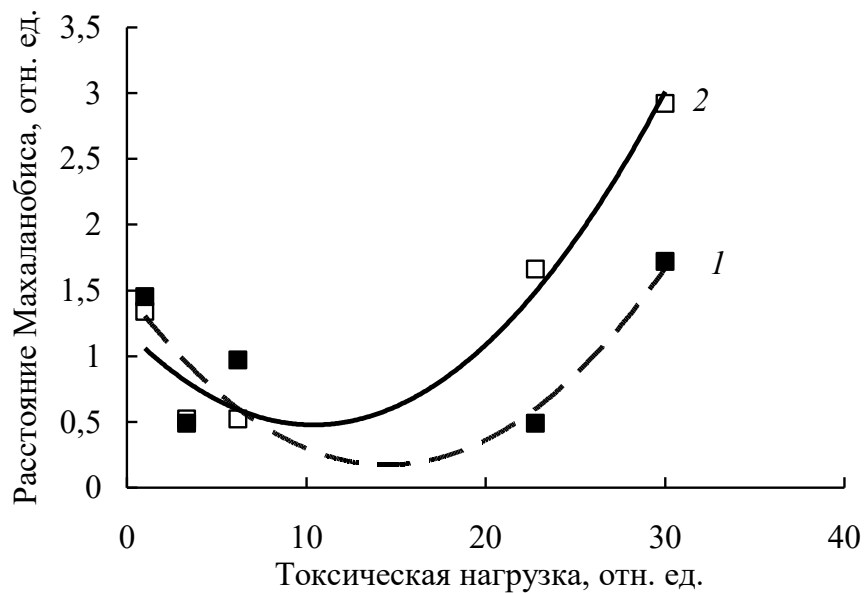


Рисунок 6.2 – Средние значения квадратов расстояний Махаланобиса, характеризующие близость эколого-биологических (1) и экологических (2) индикаторных групп признаков листа в разные вегетационные сезоны

Установлено, что техногенная трансформация почвы повышает чувствительность исследуемых групп признаков к погодным условиям. Так, на участках Фон и Буфер-1 признаки, относящиеся к группе 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). Повышение уровня загрязнения почвы на участках импактной зоны делает признаки 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). Установленный факт еще раз подтверждает большую зависимость от внешних факторов морфологических признаков, относящихся к группе экологических индикаторов, обладающих высокой общей и низкой согласованной изменчивостью. Эколого-биологические индикаторы, характеризующиеся высокой согласованной изменчивостью, в меньшей степени реагируют на погодные условия. Таким образом, растения с техногенно нарушенных территорий более чувствительны к погодным условиям, чем с фоновых.

Полученные результаты согласуются с ранее проведенными нами исследованиями (Оценка стабильности развития растений ... , 2019). Показано, что уровень флуктуирующей асимметрии *B. pendula*, оцененный по комплексу морфологических признаков листовой пластинки, у растений из биотопов с агрогенно преобразованными почвами в разные годы различается незначительно (SMD: Фон = 0,344; Буфер-1 = 0,260). При этом *B. pendula* с техногенно трансформированных территорий более чувствительна к погодным условиям (SMD: Буфер-2 = 0,428; Импакт-1 = 0,480; Импакт-2 = 0,396 отн. ед.).

Результаты также согласуются с исследованиями других видов, выполненными на этих же территориях. Так, в работах Т. В. Жуйковой (2009, 2022) методом дискриминантного анализа установлено, что по совокупности признаков вегетативной и генеративной сфер (длина листовой пластинки, ширина левой и правой средней доли листа, количество листьев и генеративных побегов) *Taraxacum officinale* f. *dahlstedtii* в ценопопуляции фонового участка на условия вегетационного сезона реагирует слабо. С увеличением уровня загрязнения почвы тяжелыми металлами ее ответ на погодные факторы усиливается.

Этим же автором показано, что наибольшее влияние на общее число и количество выполненных семян в корзинке оказывает сочетанное действие химического загрязнения и погодных факторов. По показателям семенной продуктивности также реакция растений двух морфологических форм *Taraxacum officinale* (f. *dahlstedtii* и f. *pectinatiforme*) на погодные факторы возрастает с ростом токсической нагрузки на исследуемых участках (Жуйкова, 2009).

Высокий уровень химического загрязнения почвы тяжелыми металлами усиливает чувствительность *T. officinale* f. *pectinatiforme* к смене погодных условий по показателю жизнеспособности семенного потомства (Жуйкова, 2022).

Подобная реакция на погодные условия проявляется и на уровне травяных сообществ, произрастающих на техногенно нарушенных территориях (Жуйкова, Жуйкова, Мелинг, 2010, Зависимость фитомассы травяных сообществ ... , 2018; Гордеева, Жуйкова, 2014; Гордеева, 2018). Так, в исследованиях авторов для оценки межгодовой изменчивости фитомассы различных сообществ также были вычислены средние квадраты расстояния Махаланобиса. Установлено, что с ростом химического загрязнения чувствительность травяных сообществ к погодным факторам по показателю фитомассы повышается и становится максимальной в сообществе максимально загрязненного участка, причем в большей степени этот эффект выражен у подземной сферы. Такое различие автор объясняет прямым контактом с почвой подземной сферы растений, испытывающей максимальное токсическое воздействие.

Аналогичная реакция травяных фитоценозов фоновых и техногенно нарушенных территорий на погоду показана по показателю видовой насыщенности (Мелинг, Жуйкова, 2015).

6.2 Погодные факторы, определяющие изменчивость морфологических признаков листа

Приводимый выше анализ зависимости морфологических признаков листа от погодных факторов не отвечает на вопрос, какие из них и в какой мере влияют

на эти признаки. Представляло интерес выявить ведущие погодные (метеорологические) факторы, которые влияют на рост и развитие листа *B. pendula* насаждений фоновых и техногенно нарушенных территорий, и установить зависимость исследуемых морфологических признаков от этих факторов. Сложность оценок подобного влияния условий вегетативного сезона на развитие морфологической сферы растений в природных сообществах связана с взаимной корреляцией многочисленных анализируемых показателей (среднемесячные температуры, осадки, ГТК), затрудняющих выделение ведущих, статистически значимых параметров. Ранее нами был описан один из методов выделения ведущих погодных факторов, определяющих изменчивость погоды и степень ее благоприятности (Жуйкова, Мелинг, Попова, 2022).

Известно, что экологические факторы влияют на развитие и рост листа как во время внутривершинной фазы, так и вневершинной. Внутривершинная фаза длится с мая предыдущего года по май текущего вегетационного сезона. Это этап активного органогенеза (формирование эмбриональных листочков, междоузлий, закладка пазушных почек). Далее следует вневершинный рост – разворачивание почек и видимый рост побега (Николаева, Лери, Веселкова, 2011а, б).

Почки разворачиваются в побеги один раз в году, весной, после чего формируются новые зимующие почки с зачатками побегов будущего года (Николаева, Лери, Веселкова, 2011б). Листовые примордии закладываются в почках с середины мая до начала августа. В июне отмечена пауза последовательного образования эмбриональных структур у всех типов почек, примерно на 2–3 недели (Schmitt, Jalkanen, Eckstein, 2004).

Таким образом, к числу факторов, оказывающих влияние на характер развития признаков листа березы повислой, относятся погодные факторы не только текущего, но и предыдущего года. В связи с чем анализируемый годовой период не совпадает с календарным. Он включает вторую половину года, предшествующего (ПГ) сбору биологического материала (май – декабрь), и первую половину текущего года (ТГ), в том числе часть вегетационного сезона до момента сбора биологического материала (январь – июль). Учитывая, что

биологический материал собран в июле текущего года, анализируемый годовым период обозначен по этому году (например, материал собран в 2016 г, но в анализ включены погодные факторы с мая 2015 г.).

Для анализа благоприятности погоды использованы результаты ежесуточных наблюдений за количеством осадков (мм) и температурой воздуха (°C). На основании этих данных были вычислены среднемесячные температуры воздуха, в том числе сумма активных (эффективных) температур (выше 10 °C), сумма осадков (мм) за месяц и за период с эффективными температурами. В качестве показателя увлажнения использован гидрометрический коэффициент Т. Г. Селянинова (ГТК) (Романова, Куракова, Ермаков, 1993; Encyclopedia of world climatology ... , 2005). ГТК представляет отношение суммы осадков за период с температурой более 10 °C к сумме температур за этот период, уменьшенной в 10 раз. Используются данные автоматизированного мониторинга состояния атмосферного воздуха и осадков в г. Нижний Тагил (пост № 2 – поселок Сухоложский, Дзержинский район; пост № 4 – Техпоселок, Тагилстроевский район) (Архив погоды. URL: https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Нижнем_Тагиле). Для редукации гидрометеорологических данных исследованного района за четырехлетний период (2016–2019 гг.) был использован метод главных компонент. Более 50 % факторных нагрузок определяет F1. Максимальные факторные нагрузки приходятся на долю ГТК июня – сентября ПГ и мая – июля ТГ, среднемесячное количество осадков июня – июля, октября и декабря ПГ, а также марта – мая, июля ТГ, температуры июля – августа, декабря ПГ и февраля, июня – июля ТГ. Так как на долю F1 приходится более 50 % факторной нагрузки, в дальнейшем мы ограничились изучением влияния на морфологические признаки листа этих выделенных показателей. В таблицах 3.1–3.3 для осадков введено обозначение – ОС, для температуры – Т, для гидротермического коэффициента – ГТК; погодные факторы текущего года обозначены ТГ, предыдущего ПГ; цифра – порядковый номер месяца. Например, ОС7ТГ – осадки июля текущего года.

Характеристика погодных факторов (абсолютные значения) исследуемых периодов приведена в главе 3 (см. Таблицы 3.1–3.3).

Анализ зависимости морфологических признаков листа березы повислой от погодных факторов выполнен методом множественного регрессионного анализа (пошаговая модель). В анализ включены признаки наиболее чувствительных к погодным факторам экологической и эколого-биологической индикаторных групп адаптивной изменчивости организма. В общем виде зависимость конкретного морфологического признака от погодных факторов аппроксимируется уравнением регрессии, имеющим, например, следующий вид (2):

$$y = a_0 + a_1 \text{ГТК}_{7\text{II}} + a_2 \text{ГТК}_{6\text{II}}, \quad (2)$$

где y – значение конкретного признака листа;

a_0 – константа;

$a_1 \text{ГТК}_{7\text{II}}$ – значение гидротермического коэффициента июля предыдущего года;

$a_2 \text{ГТК}_{6\text{II}}$ – значение гидротермического коэффициента июня текущего года.

Анализ зависимости длины четвертой боковой жилки первого порядка от гидротермического коэффициента разных месяцев вегетационных сезонов предыдущего и текущего года показал, что на фоновом и слабо загрязненном участках этот признак положительно коррелирует с ГТК июня и июля предыдущего года, а на более техногенно нарушенных территориях – отрицательно с ГТК июля текущего года (Таблица 6.1). Максимальная зависимость исследуемого признака от ГТК разных месяцев характерна для растений с участка Импакт-2, о чем свидетельствует высокий по сравнению с другими территориями коэффициент детерминации. Причем этот признак у растений данного участка зависит как от ГТК летних месяцев предыдущего, так и текущего вегетационных сезонов. Слабая зависимость от ГТК характерна для исследуемого признака у растений с участка Буфер-1 (Таблица 6.1).

Таблица 6.1 – Результаты множественного регрессионного анализа (пошаговая модель) зависимости длины 4-й боковой жилки первого порядка от погодных факторов

Участок	R^2	df	p	Уравнение множественной регрессии
Гидротермический коэффициент				
Фон	0,26	2; 197	< 0,001	$y = -(4,19 \pm 2,43) + (11,23 \pm 1,37)^{***} \Gamma_{TK7\Pi\Gamma} + (4,69 \pm 0,68)^{***} \Gamma_{TK9\Pi\Gamma}$
Буфер-1	0,06	2; 197	< 0,01	$y = (14,91 \pm 0,54) + (1,66 \pm 0,46)^{***} \Gamma_{TK6\Pi\Gamma} - (7,92 \pm 2,55)^{*} \Gamma_{TK5T\Gamma}$
Буфер-2	0,18	2; 197	<< 0,001	$y = (34,59 \pm 3,33) - (9,11 \pm 1,38)^{***} \Gamma_{TK7T\Gamma} - (17,65 \pm 2,91)^{***} \Gamma_{TK5T\Gamma}$
Импакт-1	–	–	–	–
Импакт-2	0,33	3; 196	<< 0,001	$y = (77,71 \pm 10,68) - (17,49 \pm 2,35)^{***} \Gamma_{TK7T\Gamma} - (45,07 \pm 11,59)^{***} \Gamma_{TK7\Pi\Gamma} + (11,46 \pm 3,64)^{**} \Gamma_{TK6\Pi\Gamma}$
Сумма осадков, мм				
Фон	0,26	3; 196	< 0,001	$y = (35,05 \pm 2,43) - (0,13 \pm 0,02)^{***} \text{OC}_{7T\Gamma} - (0,07 \pm 0,01)^{***} \text{OC}_{1-5T\Gamma}$
Буфер-1	0,07	2; 197	< 0,001	$y = (16,41 \pm 1,03) - (0,03 \pm 0,01)^{***} \text{OC}_{1-5T\Gamma} - (0,04 \pm 0,01)^{***} \text{OC}_{7\Pi\Gamma}$
Буфер-2	0,18	2; 197	< 0,001	$y = (6,74 \pm 1,00) + (0,50 \pm 0,08)^{***} \text{OC}_{12\Pi\Gamma} - (0,11 \pm 0,02)^{***} \text{OC}_{4T\Gamma}$
Импакт-1	0,04	2; 197	< 0,01	$y = (15,60 \pm 1,13) - (0,11 \pm 0,04)^{***} \text{OC}_{12\Pi\Gamma} + (0,01 \pm 0,01) \text{OC}_{1-5T\Gamma}$
Импакт-2	0,33	2; 197	< 0,01	$y = (16,96 \pm 1,39) + (0,19 \pm 0,07)^{**} \text{OC}_{4T\Gamma} - (0,14 \pm 0,09) \text{OC}_{10\Pi\Gamma}$
Средняя температура за месяц, °С				
Фон	0,26	3; 196	< 0,001	$y = (96,71 \pm 12,07) - (1,75 \pm 0,23)^{***} T_{7\Pi\Gamma} - (2,46 \pm 0,36)^{***} T_{6T\Gamma} - (0,99 \pm 0,34)^{***} T_{7T\Gamma}$
Буфер-1	0,07	2; 197	< 0,001	$y = (36,12 \pm 5,62) - (1,03 \pm 0,28)^{***} T_{6T\Gamma} - (0,37 \pm 0,13)^{***} T_{7\Pi\Gamma}$
Буфер-2	0,18	3; 196	< 0,001	$y = (9,63 \pm 5,99) - (0,72 \pm 0,12)^{***} T_{7\Pi\Gamma} + (0,49 \pm 0,09)^{***} T_{8\Pi\Gamma} + (0,57 \pm 0,31) T_{6T\Gamma}$
Импакт-1	0,04	2; 197	< 0,02	$y = (15,24 \pm 1,26) - (0,29 \pm 0,09)^{***} T_{2T\Gamma} - (0,20 \pm 0,10) T_{8\Pi\Gamma}$
Импакт-2	0,33	2; 197	< 0,001	$y = -(6,69 \pm 5,76) + (1,99 \pm 0,29)^{***} T_{6T\Gamma} - (0,24 \pm 0,14) T_{7\Pi\Gamma}$

Примечание – * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$; «–» – нет зависимости от исследуемых погодных факторов.

При анализе связи между длиной 4-й боковой жилки первого порядка и количеством осадков (здесь и далее слово «осадки» означает сумму осадков за месяц) установлено, что на фоновой и буферных территориях признак отрицательно коррелирует с данным погодным фактором июля предыдущего и текущего года, а также с суммой осадков зимне-весенних месяцев. Избыточное количество осадков на этих территориях не способствует увеличению длины данной жилки. Обратная картина характерна для указанного признака у растений участка Импакт-1 (положительная связь с суммой осадков зимне-весенних месяцев). Отметим также, что на участках Буфер-2 и Импакт-1 признак зависит от осадков декабря предыдущего года, однако эта зависимость у растений с этих участков от данного погодного фактора противоположная. В большей степени исследуемый признак зависит от количества осадков у растений максимально техногенно нарушенного участка.

Почти на всех участках установлена отрицательная связь исследуемого признака с температурой июля предыдущего года. Исключение составляют растения с участка Импакт-1. Кроме того, для растений с фоновой и слабо загрязненной территориями характерна аналогичная зависимость признака от температуры июня текущего года. Для растений же участка Импакт-2, наоборот, эта связь положительная. У растений участка Импакт-1 длина жилки зависит от температуры февраля текущего года (отрицательная связь). В целом отметим, что длина 4-й боковой жилки первого порядка у растений с максимально техногенно нарушенной территории находится в самой большой зависимости от исследуемых погодных факторов, по сравнению с другими локалитетами.

Длина 5-й боковой жилки первого порядка аналогично 4-й жилке этого же порядка у растений с фоновым и слабо загрязненным участком буферной зоны положительно коррелирует с ГТК июня и июля предыдущего года, а у растений загрязненных участков (Буфер-2 и Импакт-2) отрицательно с ГТК этих же месяцев текущего года (Таблица 6.2).

На участках буферной зоны длины 4 и 5-й боковых жилок отрицательно коррелируют с ГТК мая текущего года. На участке Импакт-2, аналогично

Таблица 6.2 – Результаты множественного регрессионного анализа (пошаговая модель) зависимости длины 5-й боковой жилки первого порядка от погодных факторов

Участок	R^2	df	p	Уравнение множественной регрессии
Гидротермический коэффициент				
Фон	0,18	2; 197	< 0,001	$y = (1,78 \pm 1,20) + (3,68 \pm 0,59)^{***} \text{ГТК7ПГ} + (1,20 \pm 0,22)^{***} \text{ГТК6ТГ}$
Буфер-1	0,04	2; 197	< 0,05	$y = (9,09 \pm 0,41) + (1,00 \pm 0,35)^{**} \text{ГТК6ПГ} - (4,49 \pm 1,94)^* \text{ГТК5ТГ}$
Буфер-2	0,15	2; 197	<< 0,001	$y = (23,01 \pm 2,83) - (6,44 \pm 1,18)^{***} \text{ГТК7ТГ} - (11,51 \pm 2,48)^{***} \text{ГТК5ТГ}$
Импакт-1	–	–	–	–
Импакт-2	0,24	3; 196	<< 0,001	$y = - (2,54 \pm 2,91) - (7,62 \pm 1,12)^{***} \text{ГТК6ТГ} + (16,49 \pm 2,75)^{***} \text{ГТК9ПГ} + (6,65 \pm 1,19)^{***} \text{ГТК6ПГ}$
Сумма осадков, мм				
Фон	0,18	2; 197	< 0,001	$y = (21,10 \pm 1,80) - (0,08 \pm 0,01)^{***} \text{ОС7ТГ} - (0,04 \pm 0,01)^{***} \text{ОС1-5ТГ}$
Буфер-1	0,04	2; 197	< 0,01	$y = (10,58 \pm 0,74) + (0,04 \pm 0,01)^{***} \text{ОС3ТГ} - (0,01 \pm 0,006)^* \text{ОС1-5ТГ}$
Буфер-2	0,15	3; 196	< 0,001	$y = (29,15 \pm 6,06) - (0,13 \pm 0,03)^{***} \text{ОС7ТГ} - (0,19 \pm 0,08)^{***} \text{ОС7ПГ}$
Импакт-1	0,01	2; 197	< 0,23	$y = (20,53 \pm 9,28) - (0,18 \pm 0,13) \text{ОС12ПГ} - (0,20 \pm 0,18) \text{ОС5ТГ}$
Импакт-2	0,24	2; 197	< 0,001	$y = (10,55 \pm 0,98) + (0,08 \pm 0,02)^{***} \text{ОС4ТГ} - (0,11 \pm 0,09) \text{ОС12ПГ}$
Средняя температура за месяц, °С				
Фон	0,18	3; 196	< 0,001	$y = (56,0 \pm 8,91) - (1,01 \pm 0,17)^{***} \text{Т7ПГ} - (1,47 \pm 0,27)^{***} \text{Т6ТГ} - (0,54 \pm 0,26)^{***} \text{Т7ТГ}$
Буфер-1	0,04	2; 197	< 0,001	$y = (21,66 \pm 4,29) - (0,59 \pm 0,21)^{***} \text{Т6ТГ} - (0,22 \pm 0,10)^{***} \text{Т7ПГ}$
Буфер-2	0,14	2; 197	< 0,001	$y = (14,81 \pm 1,42) - (0,61 \pm 0,11)^{***} \text{Т7ПГ} + (0,24 \pm 0,07)^{**} \text{Т8ПГ}$
Импакт-1	0,02	2; 197	< 0,20	$y = (10,16 \pm 0,97) - (0,13 \pm 0,08) \text{Т2ТГ} - (0,12 \pm 0,08) \text{Т8ПГ}$
Импакт-2	0,24	1; 198	< 0,001	$y = - (10,50 \pm 2,76) + (1,53 \pm 0,20)^{***} \text{Т6ТГ}$

Примечание – обозначения см. в таблице (Таблица 6.1).

растениям с фоновой территории, высокие значения ГТК июня предыдущего вегетационного сезона приводят к активному росту 4 и 5-й боковых жилок. Кроме того, на рост жилки у листьев растений этого участка оказывает положительное влияние ГТК сентября предыдущего вегетационного сезона.

Установлена отрицательная зависимость исследуемого признака у растений фоновой и буферной зон от количества осадков зимне-весенних месяцев, а также от июля текущего года, а на участке Буфер-2 еще и июля предыдущего вегетационного сезона. Эта зависимость аналогична длине 4-й боковой жилки. На максимально загрязненных участках длины 4 и 5-й жилок связаны обратной зависимостью с осадками декабря предыдущего года, а на Импакт-2 прямой с осадками апреля текущего года.

У растений участков фоновой и буферной зон установлена отрицательная связь исследуемого признака с температурой июля предыдущего года. Аналогичная зависимость была показана для 4-й боковой жилки первого порядка. Так же, как и в случае 4-й боковой жилки, длина 5-й жилки у листьев растений с участков Фон и Буфер-1 отрицательно коррелирует с температурой июня текущего года, а на участке Импакт-2 с этим погодным фактором – положительно. Отметим, что обе жилки у листьев растений участка Импакт-1 находятся в обратной зависимости от температуры августа предыдущего года и февраля текущего.

Таким образом, длины 4 и 5-й боковых жилок первого порядка реагируют на исследуемые погодные факторы сходно. Сильная зависимость исследуемых признаков от погодных факторов характерна для растений участка Импакт-2, в меньшей степени она выражена у растений участков Импакт-1, Буфер-1.

Анализ зависимости расстояния между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка от ГТК разных месяцев предыдущего и текущего вегетационного сезона показал статистически значимую взаимосвязь признака с ГТК июля текущего года у листьев растений почти всех исследуемых локалитетов, за исключением участка Буфер-1 (Таблица 6.3).

Таблица 6.3 – Результаты множественного регрессионного анализа (пошаговая модель) зависимости расстояния между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка от погодных факторов

Участок	R^2	df	p	Уравнение множественной регрессии
Гидротермический коэффициент				
Фон	0,18	2; 197	< 0,001	$y = (5,77 \pm 0,21) - (1,18 \pm 0,18)^{***} \Gamma_{TK7TГ} + (0,33 \pm 0,07)^{***} \Gamma_{TK6TГ}$
Буфер-1	0,06	3; 196	< 0,01	$y = (6,63 \pm 0,96) + (1,06 \pm 0,37)^{**} \Gamma_{TK6TГ} - (2,22 \pm 0,90)^* \Gamma_{TK9ПГ} - (0,86 \pm 0,39)^{**} \Gamma_{TK6ПГ}$
Буфер-2	0,10	3; 196	<< 0,001	$y = (5,65 \pm 0,54) + (0,19 \pm 0,05)^{***} \Gamma_{TK6TГ} - (0,81 \pm 0,23)^{***} \Gamma_{TK7TГ} - (0,17 \pm 0,09)^* \Gamma_{TK6ПГ}$
Импакт-1	0,05	2; 197	< 0,01	$y = (1,46 \pm 1,16) + (1,47 \pm 0,48)^{**} \Gamma_{TK7TГ} + (2,69 \pm 1,02)^{**} \Gamma_{TK5TГ}$
Импакт-2	0,28	3; 196	<< 0,001	$y = (22,81 \pm 3,38) - (4,92 \pm 0,75)^{***} \Gamma_{TK7TГ} - (13,65 \pm 3,67)^{***} \Gamma_{TK7ПГ} + (3,63 \pm 1,15)^{**} \Gamma_{TK6ПГ}$
Сумма осадков, мм				
Фон	0,18	3; 196	< 0,001	$y = (8,75 \pm 1,01) - (0,03 \pm 0,01)^{***} \text{OC}_{7TГ} - (0,01 \pm 0,002)^{***} \text{OC}_{1-5TГ}$
Буфер-1	0,06	2; 197	< 0,002	$y = (4,90 \pm 0,32) - (0,01 \pm 0,007) \text{OC}_{4TГ} + (0,03 \pm 0,03) \text{OC}_{12ПГ}$
Буфер-2	0,10	2; 197	< 0,001	$y = (4,73 \pm 0,20) - (0,03 \pm 0,007)^{***} \text{OC}_{12ПГ} - (0,007 \pm 0,002)^{***} \text{OC}_{1-5TГ}$
Импакт-1	0,05	3; 196	< 0,02	$y = (2,08 \pm 1,11) + (0,02 \pm 0,007)^{**} \text{OC}_{7TГ} + (0,003 \pm 0,002) \text{OC}_{1-5TГ} + (0,01 \pm 0,007) \text{OC}_{7ПГ}$
Импакт-2	0,28	2; 197	< 0,001	$y = (5,69 \pm 0,44) + (0,07 \pm 0,02)^{***} \text{OC}_{4TГ} - (0,06 \pm 0,03)^* \text{OC}_{10ПГ}$
Средняя температура за месяц, °С				
Фон	0,18	3; 196	< 0,001	$y = (8,10 \pm 0,67) - (0,31 \pm 0,06)^{***} T_{7ПГ} + (0,09 \pm 0,02)^{***} T_{8ПГ}$
Буфер-1	0,06	1; 198	< 0,001	$y = (8,17 \pm 0,90) - (0,23 \pm 0,06)^{***} T_{6TГ}$
Буфер-2	0,10	3; 196	< 0,001	$y = (1,63 \pm 1,67) + (0,11 \pm 0,03)^{***} T_{8ПГ} + (0,08 \pm 0,02)^{***} T_{2TГ} + (0,11 \pm 0,08) T_{7TГ}$
Импакт-1	0,05	2; 197	< 0,01	$y = (3,46 \pm 0,58) + (0,14 \pm 0,04)^{***} T_{7ПГ} - (0,06 \pm 0,02)^{***} T_{8ПГ}$
Импакт-2	0,28	2; 197	< 0,001	$y = - (0,57 \pm 1,83) + (0,53 \pm 0,09)^{***} T_{6TГ} - (0,08 \pm 0,04) T_{7ПГ}$

Примечание – обозначения см. в таблице (Таблица 6.1).

На трех участках (Фон, Буфер-2, Импакт-2) эта связь отрицательная, на Импакт-1 – положительная. Также установлена положительная связь признака с ГТК июня текущего года на участках фоновой и буферной зон и отрицательная с ГТК июня предыдущего года у растений буферной и импактной зон. Кроме того, на участке Импакт-2 признак находится в отрицательной зависимости от ГТК июля предыдущего года, а на Буфер-1 с ГТК сентября предыдущего года. Ранжирование территорий по значениям коэффициентов детерминации демонстрирует установленную для выше описанных признаков закономерность.

На всех участках установлена зависимость исследуемого признака от суммы осадков зимне-весенних месяцев. Однако если для растений с участков фоновой и буферной зон она отрицательная, то для импактных – положительная. Аналогично противоположный характер зависимости признака от количества осадков одного и того же месяца характерен для растений участков Фон и Импакт-1 по осадкам июля текущего года, а также для растений с участков буферной зоны (Б-1 и Б-2) по осадкам декабря предыдущего года.

Установлено также, что расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка у растений фонового и одного из буферных участков (Б-2) увеличивается с ростом температуры августа предыдущего года, при этом низкие температуры июля предыдущего года у растений на фоновом и импактном (И-2) участках способствуют увеличению значений этого показателя. Интересно, что для растений с участков Фон и Импакт-1 по исследуемому признаку на температуру июля и августа предыдущего года характерна противоположная реакция.

Зависимость признака «расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок первого порядка» у растений с исследуемых участков от погодных факторов (R^2) подчиняется установленной ранее закономерности – максимальная в условиях высокой техногенной трансформации окружающей среды (см. Таблица 3).

Признак «расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка» на всех участках зависит от ГТК июня текущего года, при этом у растений участка Фон эта зависимость положительная, а на остальных

участках – отрицательная (Таблица 6.4). Также признак положительно коррелирует с ГТК июля текущего года у растений с участков Буфер-2 и Импакт-1 и с ГТК июля предыдущего года с участков Фон и Импакт-1.

Показано, что исследуемый признак на фоновом и буферном участках (Б-2) зависит от одних и тех же погодных факторов, но эта связь противоположная. Так, на участке Фон расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка обратно пропорционально сумме осадков на зимне-весенний период и июль, а на участке Буфер-2 – прямо пропорционально. На максимально загрязненном участке зависимость данного признака от осадков на зимне-весенний период аналогична фоновому. У растений участка Импакт-2 отрицательная связь признака с осадками декабря предыдущего года и положительная с осадками апреля текущего года (Таблица 6.4).

В ходе анализа зависимости исследуемого признака от температуры установлена тесная связь с погодным фактором июля и августа предыдущего года: на участке фоновой зоны признак отрицательно коррелирует, а на территории буферной положительно с температурой июля предыдущего года, с температурой августа связь данного признака на всех участках отрицательная. Отметим, что у растений импактной зоны признак напрямую зависит от температуры декабря предыдущего года. В целом самая высокая зависимость признака от исследуемых погодных факторов у растений импактной зоны.

Длина черешка увеличивается с ростом ГТК сентября предыдущего вегетационного сезона у растений фоновой, буферной и импактной зон (Таблица 6.5).

Кроме того, на фоновом участке признак положительно коррелирует с ГТК июля предыдущего года, а на импактном (И-1) – текущего. При этом высокие значения ГТК июня текущего года отрицательно влияют на исследуемый показатель у растений импактной зоны.

На участках Фон и Буфер-2 большое количество осадков зимне-весенних месяцев и июля тормозит рост черешка, а на максимально загрязненном, наоборот, стимулирует его рост. На участках Буфер-1 и Импакт-1 росту черешка

Таблица 6.4 – Результаты множественного регрессионного анализа (пошаговая модель) зависимости расстояния между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка от погодных факторов

Участок	R^2	df	p	Уравнение множественной регрессии
Гидротермический коэффициент				
Фон	0,12	2; 197	< 0,001	$y = (2,42 \pm 0,54) + (1,36 \pm 0,27)^{***} \text{ГТК7ПГ} + (0,41 \pm 0,10)^{***} \text{ГТК6Г}$
Буфер-1	–	–	–	–
Буфер-2	0,06	2; 197	< 0,01	$y = (3,21 \pm 0,19) + (0,58 \pm 0,16)^{***} \text{ГТК7ПГ} - (0,16 \pm 0,06)^{**} \text{ГТК6Г}$
Импакт-1	0,18	3; 196	< 0,001	$y = (1,19 \pm 1,02) - (0,38 \pm 0,07)^{***} \text{ГТК6Г} + (1,74 \pm 0,37)^{***} \text{ГТК7ПГ} + (0,91 \pm 0,37)^* \text{ГТК7ПГ}$
Импакт-2	0,18	2; 197	< 0,001	$y = (3,87 \pm 0,37) + (1,08 \pm 0,45)^* \text{ГТК5Г} - (0,10 \pm 0,08) \text{ГТК6Г}$
Сумма осадков, мм				
Фон	0,12	3; 196	< 0,001	$y = (9,39 \pm 0,82) - (0,03 \pm 0,01)^{***} \text{ОС7Г} - (0,01 \pm 0,005)^{**} \text{ОС1-5Г}$
Буфер-1	–	–	–	–
Буфер-2	0,06	2; 197	< 0,001	$y = (2,17 \pm 0,48) + (0,01 \pm 0,003)^{***} \text{ОС7Г} + (0,004 \pm 0,002)^{***} \text{ОС1-5Г}$
Импакт-1	0,18	2; 197	< 0,001	$y = (6,28 \pm 0,32) - (0,16 \pm 0,02)^{***} \text{ОС12ПГ} + (0,04 \pm 0,007)^{***} \text{ОС4Г}$
Импакт-2	0,18	3; 196	< 0,001	$y = (3,14 \pm 0,47) - (0,006 \pm 0,002)^* \text{ОС1-5Г}$
Средняя температура за месяц, °С				
Фон	0,12	2; 197	< 0,001	$y = (17,33 \pm 2,41) - (0,28 \pm 0,06)^{***} \text{Т7ПГ} - (0,53 \pm 0,12)^{***} \text{Т6Г}$
Буфер-1	–	–	–	–
Буфер-2	0,06	2; 197	< 0,001	$y = (2,31 \pm 0,48) + (0,20 \pm 0,03)^{***} \text{Т7ПГ} - (0,05 \pm 0,02)^{***} \text{Т8ПГ}$
Импакт-1	0,18	3; 196	< 0,001	$y = (1,61 \pm 0,62) + (0,27 \pm 0,05)^{***} \text{Т7ПГ} + (0,08 \pm 0,04)^{***} \text{Т12ПГ} - (0,07 \pm 0,03)^{***} \text{Т8ПГ}$
Импакт-2	0,17	2; 197	< 0,001	$y = (5,61 \pm 0,27) - (0,06 \pm 0,03) \text{Т8ПГ} + (0,05 \pm 0,02) \text{Т12ПГ}$

Примечание – обозначения см. в таблице (Таблица 6.1).

способствует большое количество осадков апреля текущего года. У растений участков Буфер-2 и Импакт-1 противоположная реакция исследуемого признака на количество осадков декабря месяца.

На исследуемых территориях высокие температуры июля – августа предыдущего и июня текущего года тормозят рост черешка листа березы повислой. Противоположная реакция данного признака на температуру июля текущего года у растений с участков Буфер-2 (отрицательная) и Импакт-1 (положительная).

Расстояние от самой широкой части листовой пластинки до ее основания у растений фонового и слабо загрязненного участков положительно коррелирует с ГТК июня текущего года, а для растений импактного участка зависимость признака от этого погодного фактора отрицательная (Таблица 6.6). У растений двух локалитетов импактной зоны реакция исследуемого признака на ГТК июня предыдущего года противоположная, а у растений фоновой и импактной зоны – однонаправленная на ГТК июля предыдущего года.

На всех участках отрицательная корреляция между данным признаком и суммой осадков зимне-весенних месяцев, за исключением растений с участка Импакт-1, у которых значения признака увеличиваются прямо пропорционально увеличению количества осадков в этот период.

У растений фонового и максимально загрязненного участков отрицательная корреляция признака с осадками июля текущего года. Кроме того, на буферном участке признак зависит от суммы осадков предыдущего года (положительная корреляция), а на Импакт-2 – от суммы осадков декабря предыдущего года (отрицательная связь).

У растений участков Фон и Импакт-2 противоположная реакция на температуру июля предыдущего и текущего года. У деревьев с участков буферной (Б-1) и импактной (И-2) зон сходная положительная реакция на температуру февраля текущего года.

Таблица 6.5 – Результаты множественного регрессионного анализа (пошаговая модель) зависимости длины черешка от погодных факторов

Участок	R^2	df	p	Уравнение множественной регрессии
Гидротермический коэффициент				
Фон	0,12	2; 197	< 0,001	$y = (7,24 \pm 2,34) + (5,95 \pm 1,32)^{***} \text{ГТК7ПГ} + (1,85 \pm 0,65)^{*} \text{ГТК9ПГ}$
Буфер-1	–	–	–	–
Буфер-2	0,02	2; 197	0,91	$y = (11,15 \pm 1,92) + (1,51 \pm 0,71)^{*} \text{ГТК9ПГ} + (5,48 \pm 2,98) \text{ГТК5ТГ}$
Импакт-1	0,14	3; 196	< 0,001	$y = (11,36 \pm 3,48) - (1,61 \pm 0,33)^{***} \text{ГТК6ТГ} + (5,70 \pm 1,50)^{***} \text{ГТК7ТГ} + (0,80 \pm 0,57) \text{ГТК6ПГ}$
Импакт-2	0,39	3; 196	< 0,001	$y = (18,21 \pm 4,13) - (7,18 \pm 1,60)^{***} \text{ГТК6ТГ} + (10,17 \pm 3,90)^{**} \text{ГТК9ПГ}$
Сумма осадков, мм				
Фон	0,12	2; 197	< 0,001	$y = (27,12 \pm 2,35) - (0,08 \pm 0,01)^{***} \text{ОС7ТГ} - (0,03 \pm 0,01)^{***} \text{ОС1-5ТГ}$
Буфер-1	0,01	1; 198	< 0,20	$y = (17,71 \pm 0,44) + (0,01 \pm 0,009) \text{ОС4ТГ}$
Буфер-2	0,02	2; 197	< 0,001	$y = (15,11 \pm 0,90) + (0,07 \pm 0,03)^{***} \text{ОС12ПГ} - (0,01 \pm 0,008) \text{ОС1-5ТГ}$
Импакт-1	0,14	2; 197	< 0,001	$y = (26,86 \pm 1,55) - (0,69 \pm 0,12)^{***} \text{ОС12ПГ} + (0,17 \pm 0,04)^{***} \text{ОС4ТГ}$
Импакт-2	0,39	2; 197	< 0,001	$y = - (4,60 \pm 3,64) + (0,11 \pm 0,01)^{***} \text{ОС1-5ТГ} + (0,19 \pm 0,06)^{***} \text{ОС5ТГ}$
Средняя температура за месяц, °С				
Фон	0,12	2; 197	< 0,001	$y = (45,06 \pm 6,94) - (0,88 \pm 0,17)^{***} \text{Т7ПГ} - (0,94 \pm 0,35)^{***} \text{Т6ТГ}$
Буфер-1	0,01	1; 198	< 0,20	$y = (19,29 \pm 0,93) + (0,11 \pm 0,08) \text{Т2ТГ}$
Буфер-2	0,02	2; 197	< 0,09	$y = (28,09 \pm 6,02) - (0,51 \pm 0,23)^{***} \text{Т7ТГ} - (0,25 \pm 0,13) \text{Т7ПГ}$
Импакт-1	0,14	3; 196	< 0,09	$y = (21,36 \pm 9,26) + (0,93 \pm 0,20)^{***} \text{Т7ТГ} - (0,67 \pm 0,15)^{***} \text{Т8ПГ} - (0,57 \pm 0,48) \text{Т6ТГ}$
Импакт-2	0,39	3; 196	< 0,001	$y = (45,84 \pm 11,75) - (1,78 \pm 0,33)^{***} \text{Т8ПГ} - (0,86 \pm 0,22)^{***} \text{Т12ПГ} - (0,65 \pm 0,64) \text{Т6ТГ}$

Примечание – обозначения см. в таблице (Таблица 6.1).

Таблица 6.6 – Результаты множественного регрессионного анализа (пошаговая модель) зависимости расстояния от самой широкой части листовой пластинки до ее основания от погодных факторов

Участок	R^2	df	p	Уравнение множественной регрессии
Гидротермический коэффициент				
Фон	0,15	2; 197	< 0,001	$y = (6,59 \pm 1,68) + (4,75 \pm 0,83)^{***} \Gamma_{TK7\Pi\Gamma} + (1,48 \pm 0,31)^{***} \Gamma_{TK6\Pi\Gamma}$
Буфер-1	0,09	2; 197	< 0,001	$y = (9,72 \pm 0,88) + (2,98 \pm 0,66)^{***} \Gamma_{TK6\Pi\Gamma} - (3,47 \pm 0,87)^{***} \Gamma_{TK9\Pi\Gamma}$
Буфер-2	–	–	–	–
Импакт-1	0,31	3; 196	< 0,001	$y = - (0,67 \pm 2,06) - (1,12 \pm 0,20)^{***} \Gamma_{TK6\Pi\Gamma} + (6,92 \pm 0,89)^{***} \Gamma_{TK7\Pi\Gamma} + (2,09 \pm 0,34)^{***} \Gamma_{TK6\Pi\Gamma}$
Импакт-2	0,18	3; 196	< 0,001	$y = (6,69 \pm 2,65) + (10,22 \pm 2,65)^{***} \Gamma_{TK5\Pi\Gamma} - (3,65 \pm 1,95) \Gamma_{TK6\Pi\Gamma} + (7,41 \pm 5,50) \Gamma_{TK7\Pi\Gamma}$
Сумма осадков, мм				
Фон	0,15	2; 197	< 0,001	$y = (31,06 \pm 2,52) - (0,10 \pm 0,01)^{***} \text{OC}_{7\Pi\Gamma} - (0,05 \pm 0,01)^{***} \text{OC}_{1-5\Pi\Gamma}$
Буфер-1	0,09	2; 197	< 0,001	$y = (18,43 \pm 1,53) - (0,06 \pm 0,01)^{***} \text{OC}_{1-5\Pi\Gamma} + (0,02 \pm 0,007)^{***} \text{OC}_{6\Pi\Gamma}$
Буфер-2	–	–	–	–
Импакт-1	0,31	3; 196	< 0,001	$y = (34,10 \pm 9,94) - (0,56 \pm 0,13)^{***} \text{OC}_{12\Pi\Gamma} + (0,04 \pm 0,008)^{***} \text{OC}_{1-5\Pi\Gamma} - (0,43 \pm 0,18)^* \text{OC}_{5\Pi\Gamma}$
Импакт-2	0,18	2; 197	< 0,001	$y = (13,30 \pm 1,86) - (0,02 \pm 0,007)^{***} \text{OC}_{1-5\Pi\Gamma} - (0,04 \pm 0,01)^{***} \text{OC}_{7\Pi\Gamma}$
Средняя температура за месяц, °С				
Фон	0,15	2; 197	< 0,001	$y = (73,73 \pm 12,49) - (1,25 \pm 0,24)^{***} T_{7\Pi\Gamma} - (1,86 \pm 0,38)^{***} T_{6\Pi\Gamma} - (0,58 \pm 0,35) T_{7\Pi\Gamma}$
Буфер-1	0,10	2; 197	< 0,001	$y = (76,12 \pm 15,52) - (3,84 \pm 0,92)^{***} T_{6\Pi\Gamma} + (0,85 \pm 0,26)^{***} T_{2\Pi\Gamma}$
Буфер-2	–	–	–	–
Импакт-1	0,31	2; 197	< 0,001	$y = - (37,24 \pm 5,33) + (1,90 \pm 0,21)^{***} T_{7\Pi\Gamma} + (0,96 \pm 0,12)^{***} T_{7\Pi\Gamma}$
Импакт-2	0,18	2; 197	< 0,001	$y = (18,19 \pm 0,86) + (0,29 \pm 0,07)^{***} T_{2\Pi\Gamma} + (0,20 \pm 0,07)^{***} T_{12\Pi\Gamma}$

Примечание – обозначения см. в таблице (Таблица 6.1).

В отличие от вышеописанных признаков из группы экологических индикаторов индекс формы листовой пластинки слабо зависит от погодных факторов. В большинстве случаев коэффициенты детерминации имеют низкие значения (Таблица 6.7). На фоновом участке на показатель почти не оказывают влияние ГТК, осадки и температура. Как правило, показана положительная зависимость индекса формы от ГТК мая текущего года у растений с участков буферной и импактной зоны. У растений буферной зоны реакция на ГТК июля предыдущего года и ГТК июня текущего противоположная. Аналогичная противоположная реакция у этих растений на сумму осадков зимне-весенних месяцев. Растения фонового и импактного участков (И-1) отрицательно коррелируют с осадками июля предыдущего года и текущего. Подобная реакция у растений этих участков на температуру этого же месяца как предыдущего, так и текущего вегетационного сезонов. С температурой августа положительная связь исследуемого признака у растений с участка Буфер-2.

Таким образом, установлено, что реакция на погодные условия у 4 и 5-й боковых жилок сходная. Положительная связь признака с ГТК июня – июля, сентября предыдущего года и отрицательная – с ГТК мая – июля текущего. Аналогично реагирует на погоду расстояние между этими жилками. Почти на всех участках эти признаки отрицательно коррелируют с осадками января – мая текущего года и июля как текущего, так и предыдущего вегетационных сезонов. У признака «расстояние между концами 4 и 5-й жилок» у растений с участка Импакт-1 отмечена положительная реакция на эти погодные факторы. Реакция жилок на температуру одинаковая. У растений фонового и слабо загрязненного участков отрицательная корреляция признака с температурами июля предыдущего и июня – июля текущего года. На участке Буфер-2 признаки связаны положительно с температурой августа предыдущего и июня текущего года. На Импакт-2 и длины жилок, и расстояние между ними отрицательно коррелируют с температурой июля предыдущего года и положительно – с температурой июля текущего года.

Таблица 6.7 – Результаты множественного регрессионного анализа (пошаговая модель) зависимости индекса формы листовой пластинки от погодных факторов

Участок	R^2	df	p	Уравнение множественной регрессии
Гидротермический коэффициент				
Фон	–	–	–	–
Буфер-1	0,06	2; 197	< 0,01	$y = (3,74 \pm 0,24) - (0,92 \pm 0,37)^*_{ГТК7ПГ} + (1,06 \pm 0,76)_{ГТК5ТГ}$
Буфер-2	0,06	2; 197	< 0,01	$y = (1,77 \pm 0,47) + (0,34 \pm 0,10)^{**}_{ГТК6ТГ} + (1,33 \pm 0,58)^*_{ГТК5ТГ}$
Импакт-1	0,14	2; 197	< 0,001	$y = (1,21 \pm 0,53) + (0,83 \pm 0,19)^{***}_{ГТК9ПГ} + (2,38 \pm 0,82)^{**}_{ГТК5ТГ}$
Импакт-2	0,02	1; 198	< 0,10	$y = (3,53 \pm 0,20) - (0,12 \pm 0,07)_{ГТК6ПГ}$
Сумма осадков, мм				
Фон	0,02	2; 197	< 0,22	$y = (3,26 \pm 0,71) - (0,01 \pm 0,004)_{ОС7ТГ} - (0,006 \pm 0,005)_{ОС7ПГ}$
Буфер-1	0,06	3; 196	< 0,01	$y = (3,43 \pm 0,57) + (0,01 \pm 0,002)_{ОС3ТГ} + (0,006 \pm 0,003)_{ОС1-5ТГ} - (0,02 \pm 0,01)_{ОС7ТГ}$
Буфер-2	0,23	2; 197	< 0,005	$y = (5,89 \pm 0,91) - (0,01 \pm 0,003)^{***}_{ОС1-5ТГ} - (0,04 \pm 0,01)_{ОС5ТГ}$
Импакт-1	0,14	3; 196	< 0,005	$y = (7,85 \pm 2,02) - (0,03 \pm 0,01)^{***}_{ОС7ТГ} - (0,04 \pm 0,03)_{ОС7ПГ}$
Импакт-2	0,01	1; 198	< 0,10	$y = (3,49 \pm 0,18) - (0,01 \pm 0,006)_{ОС3ТГ}$
Средняя температура за месяц, °С				
Фон	0,02	2; 197	< 0,01	$y = (2,67 \pm 0,38) - (0,05 \pm 0,03)_{Т7ПГ} + (0,02 \pm 0,01)_{Т8ПГ}$
Буфер-1	0,06	3; 196	< 0,01	$y = (16,59 \pm 6,14) - (0,46 \pm 0,16)^{***}_{Т7ТГ} - (0,15 \pm 0,08)_{Т8ПГ} - (0,22 \pm 0,17)_{Т6ПГ}$
Буфер-2	0,05	2; 197	< 0,004	$y = (3,55 \pm 0,58) + (0,10 \pm 0,02)^{***}_{Т8ПГ} - (0,11 \pm 0,04)^{***}_{Т7ПГ}$
Импакт-1	0,14	2; 197	< 0,004	$y = (11,20 \pm 1,65) - (0,36 \pm 0,07)^{***}_{Т7ТГ} - (0,11 \pm 0,04)_{Т7ПГ}$
Импакт-2	0,01	1; 198	< 0,11	$y = (5,36 \pm 1,30) - (0,12 \pm 0,07)_{Т7ТГ}$

Примечание – обозначения см. в таблице (Таблица 6.1).

Если эколого-биологические индикаторы в большей степени реагируют на сумму осадков и среднемесячную температуру, то экологические – на гидротермический коэффициент. Так, положительная связь показана для расстояния между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка с ГТК июня как предыдущего, так и текущего года, для длины черешка – сентября предыдущего года, для расстояния от самой широкой части листовой пластинки до ее основания и индекса формы – с ГТК мая и июня текущего года. При этом от ГТК июня текущего года расстояние между основаниями первой и второй боковых жилок первого порядка и длина черешка у растений с импактной территории (И-1 и И-2) зависят обратно пропорционально. Почти все экологические признаки зависят от количества осадков зимне-весенних месяцев, а также июля текущего года. В большинстве случаев эта зависимость отрицательная.

У расстояния между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка и длины черешка отрицательная связь с температурой августа предыдущего года, а у растений фонового участка и с температурой июля.

Погодные факторы, влияющие на рост и развитие листа, можно разделить на ведущие и второстепенные. В ходе нашего исследования представляло интерес установить ведущие погодные факторы, влияющие на морфологические признаки листа.

Из таблицы (Таблица 6.8) видно, что на рост и развитие признаков из группы эколого-биологических индикаторов адаптивной изменчивости в большей степени влияют осадки и температура, а из группы экологических индикаторов – гидротермический коэффициент.

Отметим, что роль ведущих факторов в развитии морфологических признаков листа зависит от места произрастания растений. Так, признаки из группы эколого-биологических индикаторов на фоновом участке зависят от суммы осадков за январь – май и июль текущего года (отрицательная корреляция) (Рисунок 6.3, Таблица 6.8).

Таблица 6.8 – Результаты множественного регрессионного анализа зависимости морфологических признаков листа группы эколого-биологических и экологических индикаторных группы от ведущих погодных факторов ($df = 2; 197$)

Участок	Фактор	Морфологические признаки листа						
		эколого-биологические индикаторы			экологические индикаторы			
		4-я БЖ	5-я БЖ	Расстояние между концами 4 и 5-й БЖ	расстояние между основаниями 1 и 2-й БЖ	длина черешка	расстояние от самой широкой части до основания ЛП	индекс формы ЛП
Фон	R^2	0,26***	0,18***	0,18***	0,12***	0,12***	0,15***	0,02
	$a_0 \pm sd_0$	35,05 ± 2,43	21,10 ± 1,79	7,89 ± 0,54	2,42 ± 0,54	36,07 ± 5,61	6,58 ± 1,67	3,05 ± 0,5
	$a_1 \pm sd_1$	-0,13 ± 0,12 _{ОС7ПГ}	-0,08 ± 0,01 _{ОС7ПГ}	-0,02 ± 0,003 _{ОС7ПГ}	1,36 ± 0,27 _{ГТК7ПГ}	-0,08 ± 0,01 _{ОС7ПГ}	4,75 ± 0,83 _{ГТК7ПГ}	-0,01 ± 0,004 _{ОС7ПГ}
	$a_2 \pm sd_2$	-0,07 ± 0,01 _{ОС1-5ПГ}	-0,04 ± 0,01 _{ОС1-5ПГ}	-0,01 ± 0,002 _{ОС1-5ПГ}	0,41 ± 0,10 _{ГТК6ПГ}	-0,89 ± 0,34 _{Т6ПГ}	1,48 ± 0,31 _{ГТК6ПГ}	-0,56 ± 0,40 _{ГТК5ПГ}
Буфер-1	R^2	0,10***	0,04**	0,06**	–	0,01	0,10***	0,10***
	$a_0 \pm sd_0$	32,27 ± 4,54	9,09 ± 0,04	8,17 ± 0,90	–	19,29 ± 0,93	26,23 ± 2,96	4,37 ± 0,60
	$a_1 \pm sd_1$	-1,00 ± 0,27 _{Т6ПГ}	1,00 ± 0,34 _{ГТК6ПГ}	-0,22 ± 0,06 _{Т6ПГ}	–	0,10 ± 0,08 _{Т2ПГ}	-0,05 ± 0,01 _{ОС1-5ПГ}	-0,62 ± 0,18 _{ГТК7ПГ}
	$a_2 \pm sd_2$	-0,04 ± 0,01 _{Т7ПГ}	-4,48 ± 1,94 _{ГТК5ПГ}	–	–	–	-3,18 ± 0,97 _{ГТК7ПГ}	–
Буфер-2	R^2	0,18***	0,14***	0,10***	0,10***	0,02	–	0,10***
	$a_0 \pm sd_0$	34,95 ± 4,74	11,17 ± 0,65	4,73 ± 0,21	3,50 ± 0,28	5,65 ± 5,22	–	1,77 ± 0,47
	$a_1 \pm sd_1$	0,29 ± 0,05 _{ОС12ПГ}	-0,05 ± 0,01 _{ОС7ПГ}	0,03 ± 0,01 _{ОС12ПГ}	0,01 ± 0,003 _{ОС7ПГ}	0,20 ± 0,10 _{ОС12ПГ}	–	0,34 ± 0,10 _{ГТК6ПГ}
	$a_2 \pm sd_2$	-2,00 ± 0,39 _{Т6ПГ}	0,59 ± 0,16 _{ГТК6ПГ}	-0,01 ± 0,001 _{ОС1-5ПГ}	-0,05 ± 0,02 _{Т8ПГ}	-0,44 ± 0,27 _{Т2ПГ}	–	1,32 ± 0,58 _{ГТК5ПГ}
Импакт-1	R^2	0,04**	0,02	0,05**	0,18***	0,14***	0,31***	0,14***
	$a_0 \pm sd_0$	26,44 ± 6,63	16,80 ± 5,13	4,24 ± 0,27	6,28 ± 0,32	7,20 ± 2,73	18,22 ± 0,66	1,21 ± 0,52
	$a_1 \pm sd_1$	-0,27 ± 0,14 _{ОС12ПГ}	–	0,01 ± 0,003 _{ОС7ПГ}	-0,16 ± 0,02 _{ОС12ПГ}	-1,40 ± 0,29 _{ГТК6ПГ}	-0,17 ± 0,02 _{ОС12ПГ}	0,83 ± 0,19 _{ГТК9ПГ}
	$a_2 \pm sd_2$	0,51 ± 0,35 _{Т2ПГ}	0,34 ± 0,27 _{Т2ПГ}	-0,14 ± 0,06 _{ГТК6ПГ}	0,04 ± 0,007 _{ОС4ПГ}	0,84 ± 0,17 _{Т7ПГ}	-1,11 ± 0,15 _{ГТК6ПГ}	2,37 ± 0,82 _{ГТК6ПГ}
Импакт-2	R^2	0,33***	0,24***	0,29	0,18***	0,39***	0,18***	0,01
	$a_0 \pm sd_0$	-6,69 ± 5,76	-10,50 ± 2,76	-2,63 ± 1,11	3,87 ± 0,37	-4,61 ± 3,64	10,04 ± 0,52	3,52 ± 0,19
	$a_1 \pm sd_1$	1,99 ± 0,29 _{Т6ПГ}	1,53 ± 0,19 _{Т6ПГ}	0,55 ± 0,08 _{Т6ПГ}	1,08 ± 0,45 _{ГТК5ПГ}	0,11 ± 0,01 _{ОС1-5ПГ}	4,09 ± 1,19 _{ГТК5ПГ}	-0,11 ± 0,07 _{ГТК6ПГ}
	$a_2 \pm sd_2$	-0,24 ± 0,14 _{Т7ПГ}	–	0,003 ± 0,001 _{ОС6ПГ}	–	0,20 ± 0,0601 _{ОС5ПГ}	0,02 ± 0,01 _{ОС4ПГ}	–

Примечание – БЖ – боковая жилка первого порядка, ЛП – листовая пластинка; a_0 – свободный член; $a_1 - a_2$ – значения ведущих погодных факторов за определенный период (месяц). * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$.

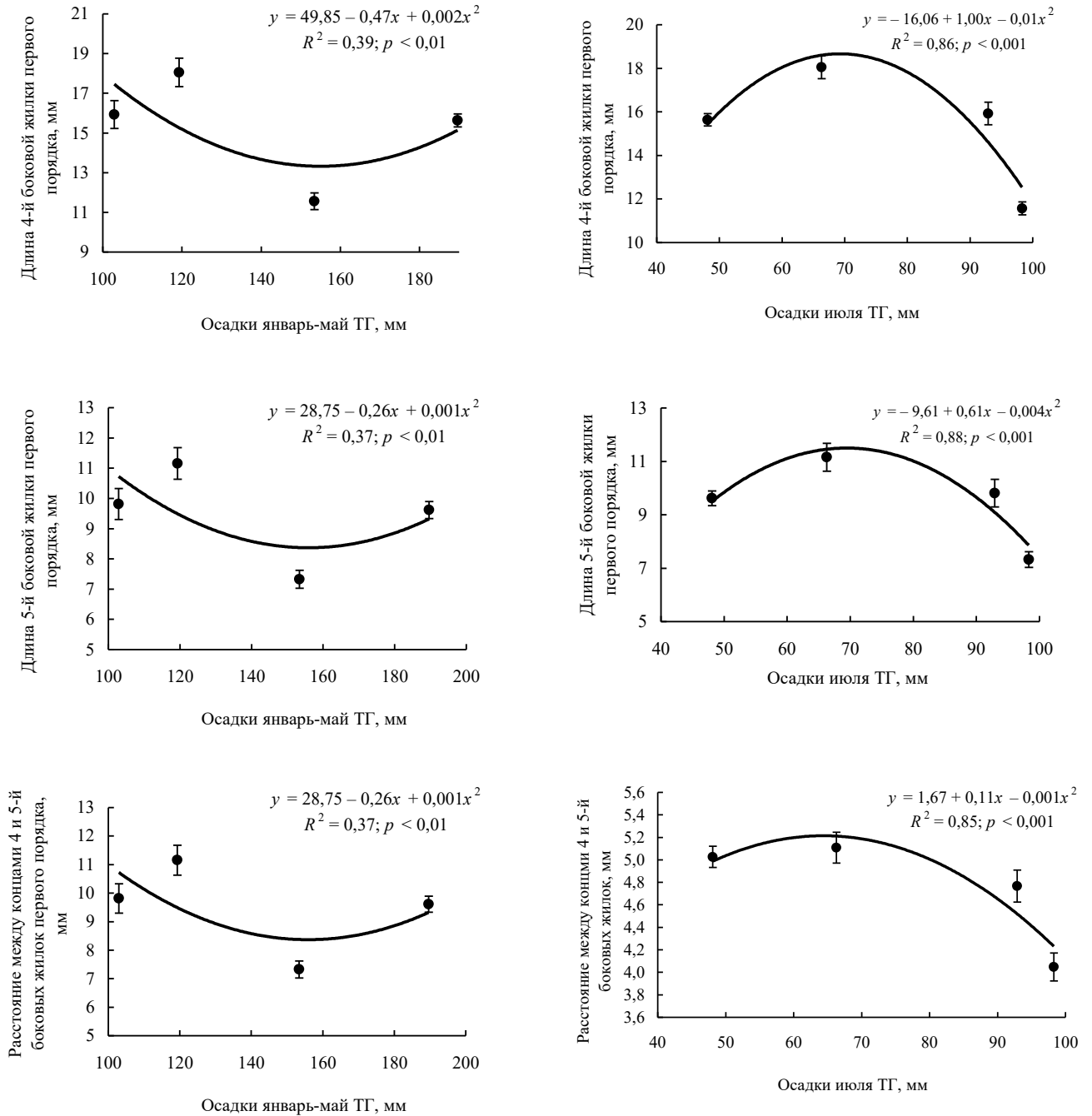


Рисунок 6.3 – Зависимость морфологических признаков листа *V. pendula* с участка фоновой зоны от погодных факторов

На участке Буфер-1 эколого-биологические признаки отрицательно коррелируют с температурой июня текущего года (Рисунок 6.4а), а на участке Буфер-2 – в большей степени положительно связаны с суммой осадков декабря предыдущего года (Рисунок 6.4б).

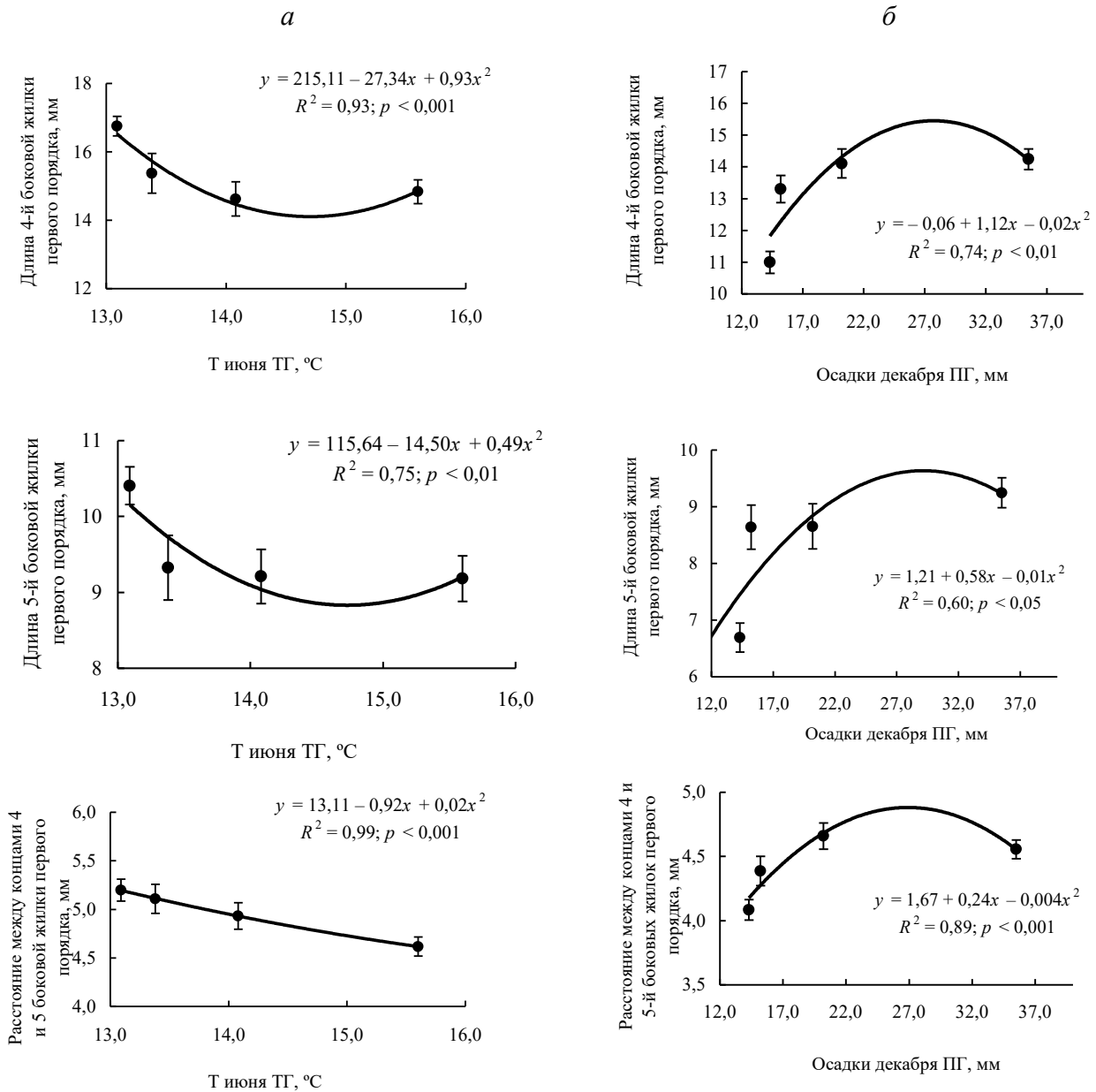


Рисунок 6.4 – Зависимость морфологических признаков листа *V. pendula* с участков Буфер-1 (а) и Буфер-2 (б) от погодных факторов

У растений импактной зоны зависимость исследуемых эколого-биологических признаков от этих же погодных факторов противоположная. Так, на участке Импакт-1 они с суммой осадков декабря коррелируют отрицательно, а на участке Импакт-2 – положительно со среднемесячной температурой июня текущего года (Рисунок 6.5а, б).

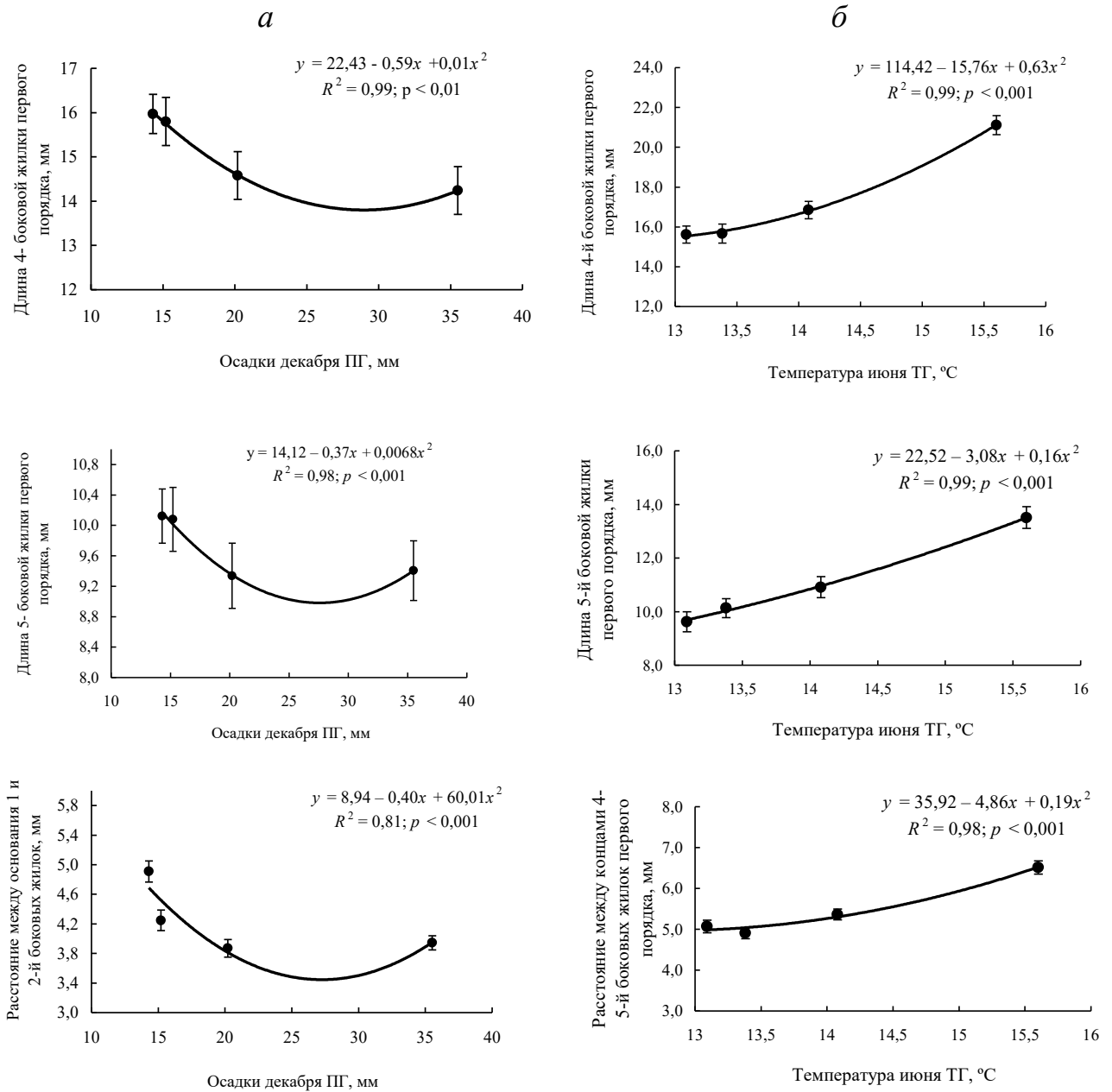


Рисунок 6.5 – Зависимость морфологических признаков листа *B. pendula* с участков Импакт-1 (а) и Импакт-2 (б) от погодных факторов

Среди экологических индикаторов, как правило, сходство в реакции на погоду проявляют такие признаки, как расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка и расстояние от самой широкой части листовой пластинки до ее основания. Развитие этих признаков на участке Фон идет активнее при высоких значениях ГТК июля предыдущего года и ГТК июня текущего (Рисунок 6.6а). В условиях высокого загрязнения определяется ГТК мая текущего года (положительная связь) (Рисунок 6.6б). У растений участка

Импакт-1 на эти признаки аналогично эколого-биологическим индикаторам у *V. pendula* с этой же территории отрицательное влияние оказывают осадки декабря предыдущего года (Таблица 6.8).

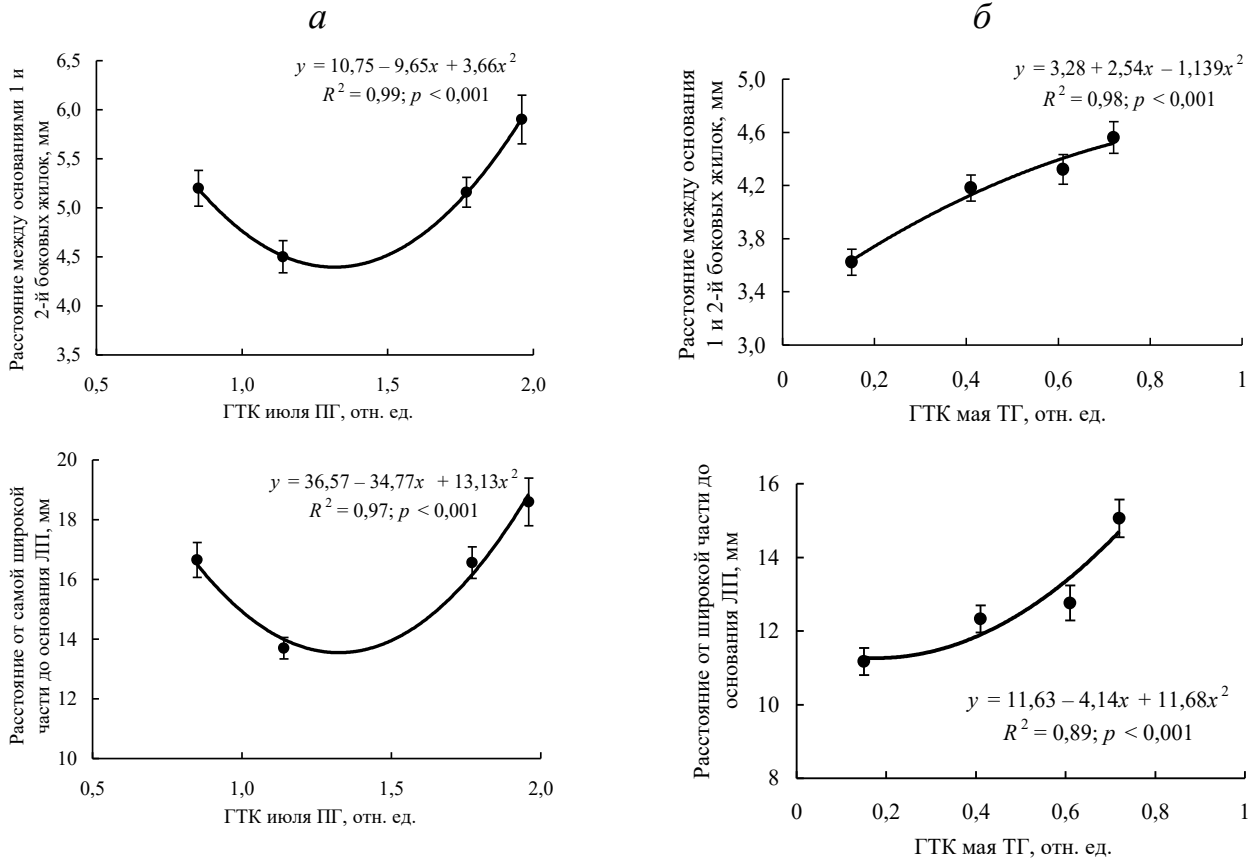


Рисунок 6.6 – Зависимость признаков группы экологических индикаторов с участков Фон (а) и Импакт-2 (б) от погодных факторов

На длину черешка у растений с участка Фон отрицательное влияние оказывает сумма осадков июля текущего года (Рисунок 6.7а), Буфер-2 – положительное – декабря предыдущего года (Рисунок 6.7б), Импакт-1 – ГТК июля текущего года (Рисунок 6.7в).

Отметим, что слабо зависит от погодных факторов индекс формы листовой пластинки. На участках Фон и Импакт-2 не установлено статистически значимой зависимости данного морфологического признака от исследуемых погодных факторов. На участке Буфер-1 на индекс формы отрицательное влияние оказывает ГТК июля предыдущего года, а на Буфер-2 и Импакт-1 – положительное ГТК июля текущего года.

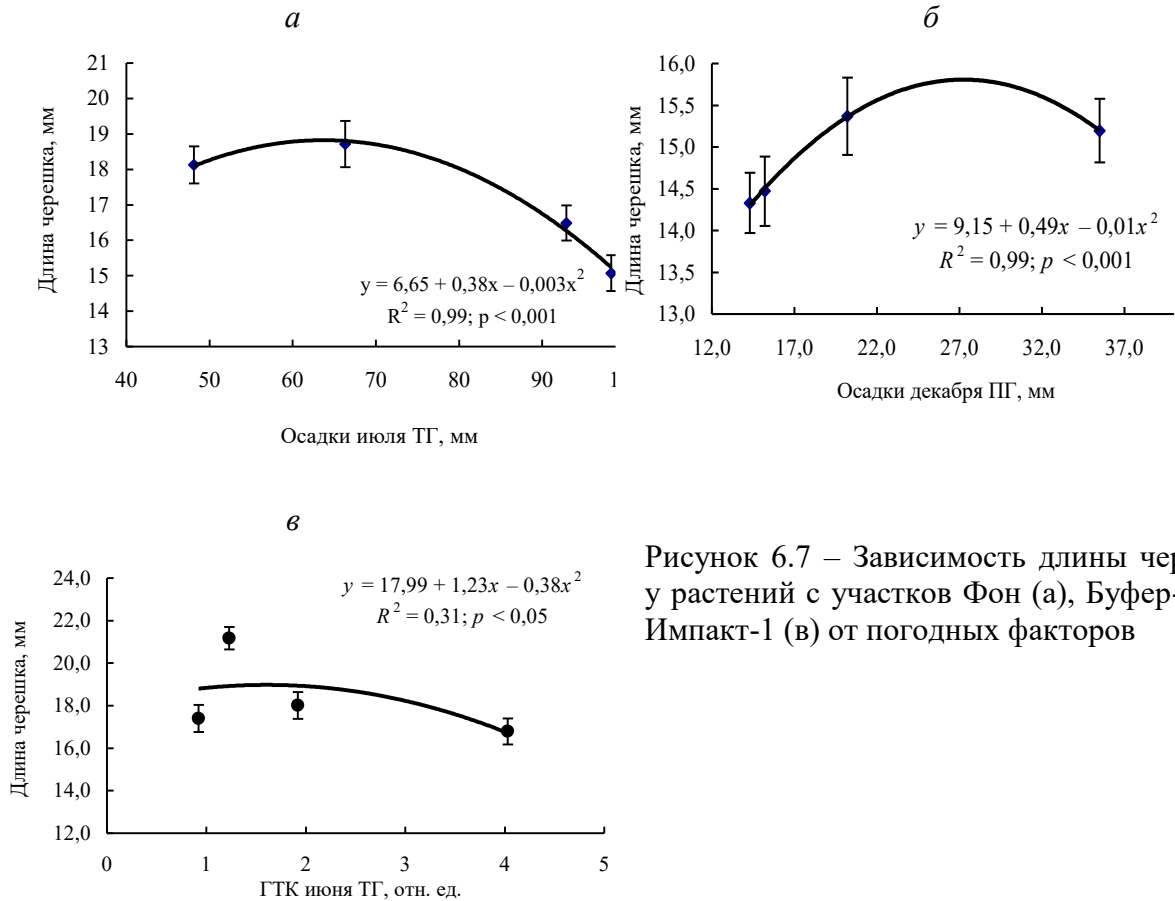


Рисунок 6.7 – Зависимость длины черешка у растений с участков Фон (а), Буфер-2 (б), Импакт-1 (в) от погодных факторов

Таким образом, влияние погодных факторов (осадки, температура, ГТК) на морфологические признаки листа *V. pendula* проявляется по-разному в зависимости от эдафических условий, включающих уровень техногенной трансформации, связанной с загрязнением почвы тяжелыми металлами. Химическое загрязнение, как правило, повышает чувствительность признаков групп эколого-биологических и экологических индикаторов к погодным факторам. В большей степени эффект проявляется у признаков группы экологических индикаторов по сравнению с эколого-биологическими.

На признаки из группы эколого-биологических индикаторов адаптивной изменчивости в большей степени влияют осадки и температура, экологических – гидротермический коэффициент. Признаки группы эколого-биологических индикаторов на фоновом участке отрицательно коррелируют с суммой осадков за январь – май и июль текущего года, на участках буферной зоны –

с температурой июня текущего года. На участке Буфер-2 – в большей степени зависят от суммы осадков декабря предыдущего года (положительная связь). В условиях максимального загрязнения почвы – отрицательная связь с осадками декабря предыдущего года и положительная – с температурой июня текущего.

Среди экологических индикаторов сходство в реакции на погоду проявляют расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка и расстояние от самой широкой части листовой пластинки до ее основания. Развитие этих признаков на фоне идет активнее при высоких значениях ГТК июля предыдущего года и июня текущего, в условиях максимального загрязнения – мая текущего года.

Из всех исследуемых признаков достаточно слабую зависимость от погодных факторов проявляет индекс формы, особенно у растений фонового и наиболее загрязненного участков.

Резюме

Признаки из группы таксономических индикаторов у растений со всех исследуемых территорий имеют слабо выраженные межгодовые различия. Чувствительность *B. pendula* к погодным условиям по совокупности признаков из группы биологических индикаторов повышается на участках со средним уровнем техногенной трансформации окружающей среды (буферная зона) и снижается в условиях максимального загрязнения почвы. Техногенная трансформация почвы повышает чувствительность растений к погодным условиям по признакам, относящихся к группе экологических и эколого-биологических индикаторов.

Морфологические признаки листа из группы эколого-биологических индикаторов адаптивной изменчивости (4 и 5-я боковые жилки первого порядка и расстояние между их концами) в большей степени зависят от осадков и температуры, а из группы экологических индикаторов (расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок, длина черешка, расстояние от самой

широкой части до основания листовой пластинки, индекс формы листовой пластинки) – от гидротермического коэффициента.

Роль ведущих факторов в развитии морфологических признаков листа зависит от места произрастания растений. На участке фоновой зоны признаки из группы эколого-биологических индикаторов отрицательно коррелируют с суммой осадков за январь – май и июль текущего года, у растений буферной зоны (Буфер-1 и Буфер-2) аналогичная зависимость от температуры июня ТГ и положительная связь с суммой осадков декабря ПГ (Буфер-2), у растений импактной зоны зависимость признаков от этих же погодных факторов противоположная.

Среди экологических индикаторов одинаково реагируют на погоду расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок первого порядка и расстояние от самой широкой части листовой пластинки до ее основания. Для растений фоновой зоны показана положительная связь этих признаков с ГТК июля ПГ и ГТК июня ТГ, в условиях максимального загрязнения положительная связь с ГТК мая ТГ. Длина черешка у растений фоновой зоны отрицательно коррелирует с суммой осадков июля ТГ, импактной (И-1) – ГТК июня ТГ. Среди экологических индикаторов в меньшей степени зависит от погодных условий индекс формы листовой пластинки.

Глава 7. Онтогенетические тактики морфологических признаков листа и стратегии вида

7.1 Онтогенетические тактики морфологических признаков листа *B. pendula*

Определение онтогенетических тактик исследуемых морфологических признаков листа *B. pendula* основано на анализе общей изменчивости (C_v , %) в градиенте техногенной трансформации почвы.

В ходе исследования важно было установить не только типы тактик, характерные для исследуемых признаков в градиенте техногенной трансформации почвы, но и выяснить, насколько они стабильны в исследуемые вегетационные периоды. С этой целью в таблицах (Таблица 7.1–7.4) представлены результаты исследования общей изменчивости признаков в градиенте ухудшения погодных условий. В анализ включены парные морфологические признаки листовой пластинки (справа и слева). На рисунке (Рисунок 7.1) в качестве примера приведены типы онтогенетических тактик отдельных исследуемых признаков.

Длина жилки. В наиболее благоприятные по погодным условиям годы (СБП = 4,0–3,43 балла) длины боковых жилок первого порядка нижней части листовой пластинки (1–3-я жилки от основания листа) проявляют преимущественно конвергентно-дивергентную тактику: при ухудшении эдафических условий вначале изменчивость признака снижается, происходит его стабилизация, а затем на отрезке «умеренный стресс – сильный стресс» признак дестабилизируется. Для боковых жилок, расположенных в верхней части листовой пластинки (4–5-я жилки от основания листа), характерна либо конвергентная онтогенетическая тактика, направленная на снижение изменчивости признака в градиенте техногенной нагрузки, либо тактика стабилизации (Таблица 7.1). Следовательно, в благоприятные годы длины жилок в верхней части листа более стабильны, чем в нижней.

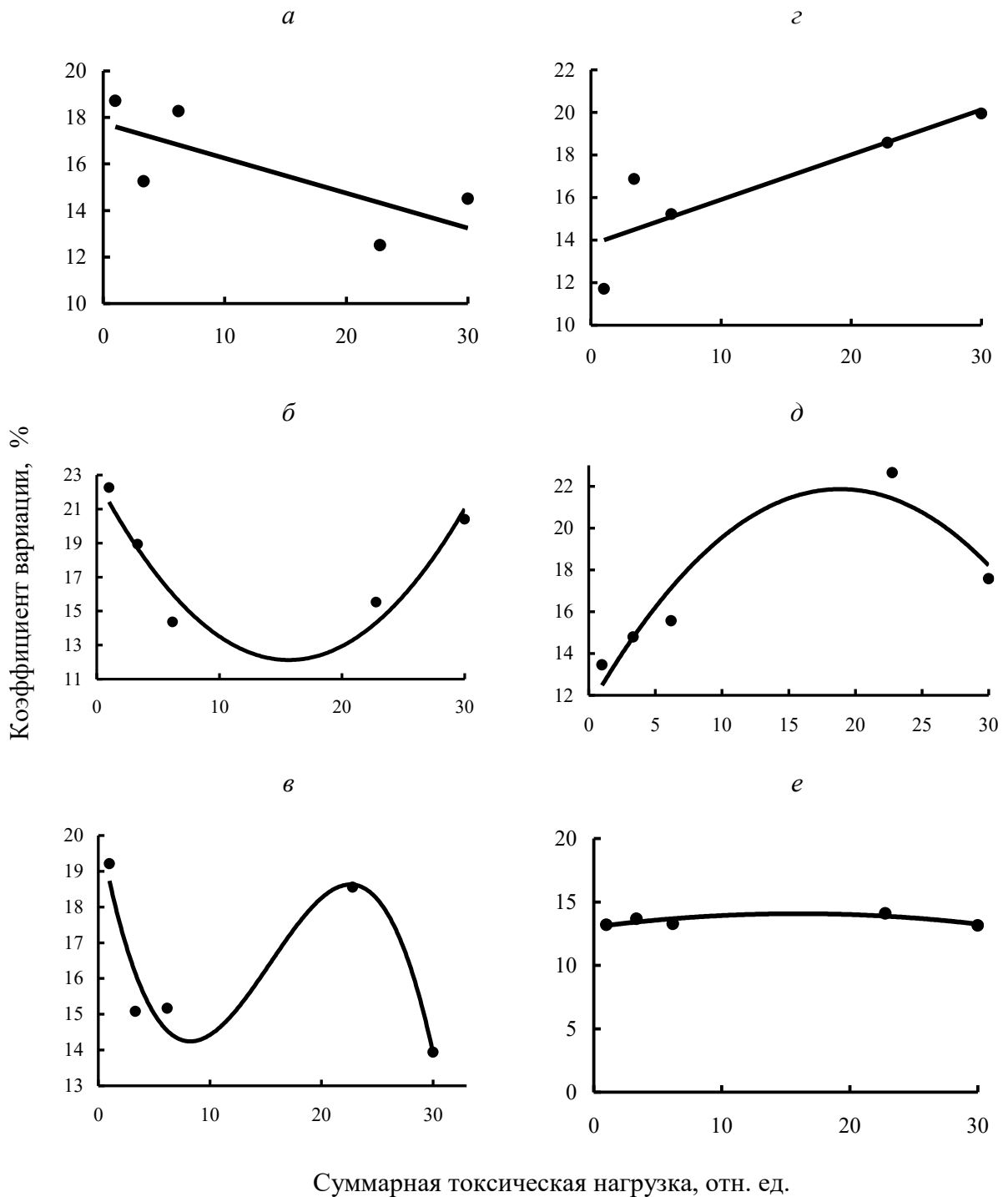


Рисунок 7.1 – Онтогенетические тактики морфологических признаков листа *B. pendula* в градиенте техногенной трансформации почвы: *а* – конвергентная (длина 1-й от основания листа боковой жилки первого порядка), *б* – конвергентно-дивергентная (расстояние между концами 2 и 3-й от основания листа боковых жилок первого порядка), *в* – неопределенная (длина листовой пластинки), *г* – дивергентная (ширина половинки листовой пластинки), *д* – дивергентно-конвергентная (угол между главной жилкой и первой от основания листа боковой жилки первого порядка), *е* – тактика стабилизации (угол между главной жилкой и основанием второй боковой жилки первого порядка)

Таблица 7.1 – Онтогенетические тактики исследуемых морфологических признаков листовой пластинки

СБП, балл	Морфологические признаки									
	1		2		3		4		5	
	слева	правая	слева	справа	слева	справа	слева	справа	слева	справа
Длина боковой жилки первого порядка										
4,00	к	к-д	к-д	к-д	к-д	к	к	к	к	к
3,43	к-д	к-д	к-д	к-д	к-д	к-д	с	с	с	с
3,38	д-к	д-к	д-к	д-к	д-к	д-к	д-к	д-к	д-к	д-к
3,24	к	к	к	к	к	к	к	к	к	к
Угол между главной жилкой и основанием боковых жилок первого порядка										
4,00	к	к	к	к-д	к	к	с	с	с	с
3,43	к	д-к	к-д	к-д	к-д	к-д	к-д	к-д	к-д	к-д
3,38	к	к-д	к	к-д	к-д	к-д	к-д	к-д	д-к	д-к
3,24	д-к	д-к	д-к	д-к	д-к	д-к	д-к	д-к	к	к

Примечание – СБП – степень благоприятности погодных условий; типы онтогенетических тактик: **к** – конвергентная, **к-д** – конвергентно-дивергентная, **д-к** – дивергентно-конвергентная, **с** – тактика стабилизации; цифры 1–5 – порядковые номера боковых жилок первого порядка от основания к верхушке листовой пластинки.

Ухудшение погодных условий в период наблюдений (СБП = 3,38–3,24 балла) приводит к тому, что все исследуемые длины боковых жилок первого порядка как в нижней, так и в верхней частях листовой пластинки характеризуются одним и тем же типом онтогенетических тактик – дивергентно-конвергентным или конвергентным (Таблица 7.1). В неблагоприятных погодных условиях исследуемый признак переходит на конвергентную онтогенетическую тактику, направленную на стабилизацию морфологической структуры в условиях стресса. В благоприятный по погодным условиям год наблюдается дифференциация в онтогенетических тактиках у данного признака в верхней и нижней частях листовой пластинки, в неблагоприятный – ее отсутствие. Неблагоприятные погодные условия приводят к смене онтогенетических тактик, проявляющихся в градиенте увеличения техногенной трансформации почвы.

Угол между главной жилкой и основанием боковых жилок первого порядка. В благоприятный год (СБП = 4,0) для большинства углов нижней и средней частей листовой пластинки характерна конвергентная тактика

(Таблица 7.1). Углы, расположенные ближе к верхушке, проявляют тактику стабилизации в градиенте увеличения техногенной трансформации почвы.

В годы, средние по степени благоприятности (СБП = 3,38–3,43), для большинства углов между основной жилкой и основаниями боковых жилок первого порядка характерна конвергентно-дивергентная тактика. Отметим, что при СБП = 3,38 углы в верхней части листовой пластинки проявляют обратный тип смешанной тактики – дивергентно-конвергентный, то есть в градиенте техногенной нагрузки сначала происходит дестабилизация, а затем стабилизация признака. Эта же тактика характерна практически для всех углов в наименее благоприятный по погодным условиям год. При этом в верхушке листа в этот год исследуемый признак проявляет конвергентную тактику.

В благоприятный и промежуточные по погодным условиям годы онтогенетические тактики исследуемого признака, проявляющиеся в градиенте техногенной трансформации почвы, более разнообразны, чем в неблагоприятный год. Неблагоприятные погодные условия приводят к смене онтогенетических тактик, аналогично признаку длина жилок.

Расстояние между концами боковых жилок первого порядка.

Установлено, что как в наиболее благоприятные по погодным условиям годы (СБП = 4,0–3,43 балла), так и в неблагоприятный год (СБП = 3,24 балла) данный признак для большинства жилок проявляет конвергентно-дивергентную тактику (Таблица 7.2).

В условиях средней благоприятности погоды (СБП = 3,38 баллов) изменчивость признака «расстояние между концами всех боковых жилок первого порядка» возрастает. Признак проявляет дивергентную онтогенетическую тактику. Это дестабилизирует целостность морфологической структуры листа. Кроме того, в неблагоприятный год от основания листовой пластинки к верхушке наблюдается переход онтогенетической тактики у данного признака от конвергентно-дивергентной к тактике стабилизации. В целом у данного признака доминирует конвергентно-дивергентная тактика. При СБП (3,38) реализуется дивергентная тактика.

Таблица 7.2 – Онтогенетические тактики признаков расстояние между концами и основаниями боковых жилок первого порядка

СБП, балл	Морфологические признаки							
	1 и 2		2 и 3		3 и 4		4 и 5	
	слева	справа	слева	справа	слева	справа	слева	справа
Расстояние между концами боковых жилок первого порядка								
4,00	К-Д	К-Д	К	К-Д	К-Д	К-Д	К-Д	К-Д
3,43	К-Д	К-Д	К-Д	К-Д	К-Д	Д	Д	К-Д
3,38	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д
3,24	К-Д	К-Д	К-Д	К-Д	К-Д	С	С	С
Расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка								
4,00	К	К	Н	Н	К-Д	К-Д	К	К
3,43	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н	К-Д
3,38	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Д-К	Д-К
3,24	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н	К

Примечание – СБП – степень благоприятности погодных условий; типы онтогенетических тактик: **К** – конвергентная, **К-Д** – конвергентно-дивергентная, **Д-К** – дивергентно-конвергентная, **С** – тактика стабилизации, **Д** – дивергентная, **Н** – неопределенная. Цифры 1–5 – порядковые номера боковых жилок первого порядка от основания к верхушке листовой пластинки.

Расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка. Для данного признака в большинстве случаев характерна тактика неопределенного варьирования (Таблица 7.2): признак не имеет определенной закономерности в проявлении изменчивости в градиенте техногенной трансформации почвы.

В наиболее благоприятный год при переходе от основания к верхушке листа тактики у исследуемого признака меняются в направлении конвергентная → неопределенная → конвергентно-дивергентная → конвергентная. Отметим, что в менее благоприятные по погодным условиям годы исследуемый признак в самой верхушке листовой пластинки (расстояние между основаниями 4 и 5-й жилок) проявляет тактики, отличные от основания и средней части листовой пластинки, которые характеризуются сходной неопределенной тактикой. Так, если в благоприятный (СБП = 4,0 балла) год для признака «расстояние между основаниями 1–2-й (основание) и 4–5-й (верхушка) боковых жилок первого порядка (справа и слева)» характерна конвергентная тактика, то в последующие менее благоприятные годы тактики у данного

признака у основания и верхушки различаются. При этом в градиенте ухудшения погодных условий для исследуемого признака у основания листовой пластинки стабильно сохраняется неопределенная тактика, а у верхушки тактика меняется. При СБП = 3,43 балла этот признак, расположенный справа на верхушке листовой пластинки, проявляет конвергентно-дивергентную тактику. При СБП = 3,38 баллов для признака слева и справа характерна дивергентно-конвергентная тактика. В самый неблагоприятный год (СБП = 3,24 балла) – конвергентная.

Таким образом, один и тот же признак, расположенный в основании листовой пластинки, в середине и в верхней части, в благоприятный по погодным условиям год может проявлять разные тактики. Неблагоприятные погодные условия приводят к стиранию различий в тактиках у признака расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка в основании и средней части листовой пластинки. В верхушке тактика исследуемого признака направлена в сторону стабилизации морфологической структуры в условиях стресса.

Ширина половины листовой пластинки. Морфологический признак практически независимо от степени благоприятности погоды проявляет одну и ту же онтогенетическую тактику, характеризующуюся первоначальным снижением уровня изменчивости признака при ухудшении эдафических условий до среднего уровня, то есть первоначальной стабилизацией признака. Дальнейшее усиление эдафического стресса приводит к повышению уровня изменчивости и дестабилизации признака (Таблица 7.3).

Таблица 7.3 – Онтогенетические тактики признака ширина половины листовой пластинки

СБП, балл	Ширина половины листовой пластинки	
	слева	справа
4,00	К-Д	К-Д
3,43	К-Д	К-Д
3,38	Д	Д
3,24	К-Д	К-Д

Примечание – обозначения см. в таблице (Таблица 1).

В год с СБП = 3,38 баллов отмечена дестабилизация признака в градиенте возрастающей техногенной трансформации почвы – дивергентная тактика.

Таким образом, техногенная трансформация почвы независимо от погодных условий года повышает степень изменчивости признака «ширина половины листовой пластинки».

Непарные признаки, индексы листа и листовой пластинки. Для признака «расстояние от кончика до самой широкой части листа» не установлено какой-то единой онтогенетической тактики и общей закономерности изменения тактик в градиенте неблагоприятности погодных условий (Таблица 7.4).

Таблица 7.4 – Онтогенетические тактики непарных признаков, индексов листа и листовой пластинки

СБП, балл	Морфологические признаки							
	Расстояние от кончика до широкого места	Расстояние от широкого места до основания	ДЛП	ШЛП	ДЧ	ИЛП	ИЛ	ИФ
4,00	К-Д	К	К	К	К	К	К	К-Д
3,43	Н	К-Д	Н	Н	Н	К	К	К-Д
3,38	Д-К	К-Д	Д-К	Д-К	Н	Д-К	Д-К	К-Д
3,24	Н	К	Н	К	Д-К	Д-К	Д-К	К-Д

Примечание – обозначение онтогенетических тактик см. в таблице (Таблица 7.1); ДЛП – длина листовой пластинки, ШЛП – ширина листовой пластинки, ДЧ – длина черешка, ИЛП – индекс листовой пластинки, ИЛ – индекс листа, ИФ – индекс формы листовой пластинки.

Так, в годы с СБП = 3,43 и 3,24 баллов характерна тактика неопределенного варьирования, при СБП = 3,38 – дивергентно-конвергентная, а при СБП 4,0 баллов, наоборот, конвергентно-дивергентная тактика.

Признак «расстояние от самой широкой части листа до основания» в максимально и минимально благоприятные по погодным условиям годы характеризуется конвергентной тактикой. В средние по степени благоприятности погоды годы – проявляет смешанную конвергентно-дивергентную онтогенетическую тактику.

Длина и ширина листовой пластинки характеризуются одинаковыми онтогенетическими тактиками в благоприятный и средние по степени благоприятности годы (Таблица 7.4). Только в неблагоприятный год (СБП = 3,24 балла) для длины листовой пластинки характерна неопределенная онтогенетическая тактика, а для ширины листовой пластинки – конвергентная тактика, как в благоприятный год. Таким образом, из двух анализируемых признаков более чувствительный к условиям окружающей среды признак «ширина листовой пластинки», изменчивость которого стабилизируется при неблагоприятных эдафических условиях.

Изменчивость признака «длина черешка» в благоприятный год снижается в градиенте техногенной трансформации почвы – конвергентная онтогенетическая тактика. В условиях средней неблагоприятности погоды для него характерна неопределенная тактика. В неблагоприятный год – дивергентно-конвергентная.

Индекс листовой пластинки и индекс листа характеризуются сходными онтогенетическими тактиками при разных погодных условиях. В наиболее благоприятные годы (СБП = 4,0 и 3,43) – это конвергентная тактика, в менее благоприятные (СБП = 3,43 и 3,24) – дивергентно-конвергентная тактика. То есть данные признаки вне зависимости от года проявляют тактики, которые стабилизируют морфологическую структуру в условиях стресса.

Признак «индекс формы» независимо от степени благоприятности погоды проявляет конвергентно-дивергентную тактику. В основе этого лежит повышение изменчивости индекса формы листовой пластинки в градиенте техногенной трансформации почвы.

Статистическая значимость конвергентной и дивергентной онтогенетических тактик. Для подтверждения наличия определенных типов онтогенетических тактик морфологических признаков листа *B. pendula* был проведен корреляционный анализ зависимости их изменчивости (C_v) от уровня токсической нагрузки на исследуемых территориях. В анализ включены все признаки, которые проявили чистые конвергентные и дивергентные онтогенетические тактики (Таблица 7.5).

Таблица 7.5 – Результаты корреляционного анализа зависимости изменчивости морфологических признаков листа от уровня техногенной трансформации почвы (2016–2017 гг. – $N = 5$; 2018–2019 гг. – $N = 6$)

Морфологические признаки листа	r	p
<i>Конвергентная тактика</i>		
Длина 1-й БЖ первого порядка (слева) – 2017 г.	–0,60	> 0,05
Длина 1-й БЖ первого порядка (справа) в 2017 г.	–0,74	> 0,05
Длина 2-й БЖ первого порядка (слева) в 2017 г.	–0,62	> 0,05
Длина 2-й БЖ первого порядка (справа) в 2017 г.	–0,69	> 0,05
Длина 3-й БЖ первого порядка (слева) в 2017 г.	–0,72	> 0,05
Длина 3-й БЖ первого порядка (справа) в 2017 г.	–0,52	> 0,05
Длина 4-й БЖ первого порядка (слева) в 2017 г.	–0,70	> 0,05
Длина 4-й БЖ первого порядка (справа) в 2017 г.	–0,54	> 0,05
Длина 5-й БЖ первого порядка (слева) в 2017 г.	–0,87	< 0,05
Длина 5-й БЖ первого порядка (справа) в 2017 г.	–0,76	> 0,05
Длина 1-й БЖ первого порядка (слева) в 2019 г.	–0,64	> 0,05
Длина 3-й БЖ первого порядка (справа) в 2019 г.	–0,81	< 0,05
Длина 4-й БЖ первого порядка (слева) в 2019 г.	–0,83	< 0,05
Длина 4-й БЖ первого порядка (справа) в 2019 г.	–0,98	< 0,05
Длина 5-й БЖ первого порядка (слева) в 2019 г.	–0,66	> 0,05
Длина 5-й БЖ первого порядка (справа) в 2019 г.	–0,53	> 0,05
Угол между главной жилкой и 1-й боковой жилкой (слева) в 2016 г.	–0,77	> 0,05
Угол между главной жилкой и 2-й боковой жилкой (слева) в 2016 г.	–0,81	< 0,05
Угол между главной жилкой и 5-й боковой жилкой (слева) в 2017 г.	–0,80	< 0,05
Угол между главной жилкой и 5-й боковой жилкой (справа) в 2017 г.	–0,87	< 0,05
Угол между главной жилкой и 1-й боковой жилкой (слева) в 2018 г.	–0,48	> 0,05
Угол между главной жилкой и 1-й боковой жилкой (слева) в 2019 г.	–0,59	> 0,05
Угол между главной жилкой и 1-й боковой жилкой (справа) в 2019 г.	–0,39	> 0,05
Угол между главной жилкой и 2-й боковой жилкой (слева) в 2019 г.	–0,73	> 0,05
Угол между главной жилкой и 3-й боковой жилкой (слева) в 2019 г.	–0,57	> 0,05
Угол между главной жилкой и 3-й боковой жилкой (справа) в 2019 г.	–0,56	> 0,05
Длина листовой пластинки в 2019 г.	–0,89	< 0,05
Длина черешка в 2019 г.	–0,71	> 0,05
Индекс листа в 2018 г.	–0,31	> 0,05
Индекс листа в 2019 г.	–0,37	> 0,05
Индекс листовой пластинки в 2018 г.	–0,48	> 0,05
Индекс листовой пластинки в 2019 г.	–0,83	< 0,05
Расстояние между концами 2 и 3-й БЖ (слева) в 2019 г.	–0,78	> 0,05
Расстояние между основаниями 4 и 5-й БЖ (справа) в 2017 г.	–0,69	> 0,05
Расстояние между основаниями 1 и 2-й БЖ (слева) в 2019 г.	–0,47	> 0,05
Расстояние между основаниями 1 и 2-й БЖ (справа) в 2019 г.	–0,78	> 0,05
Расстояние между основаниями 4 и 5-й БЖ (слева) в 2019 г.	–0,93	< 0,05
Расстояние между основаниями 4 и 5-й Ж (справа) в 2019 г.	–0,96	< 0,05
Расстояние от самого широкого места до основания ЛП в 2017 г.	–0,53	> 0,05
Расстояние от самого широкого места до основания ЛП в 2019 г.	–0,31	> 0,05
Ширина листовой пластинки в 2017 г.	–0,59	> 0,05
Ширина листовой пластинки в 2019 г.	–0,52	> 0,05

Продолжение таблицы 7.5

Морфологические признаки листа	<i>r</i>	<i>p</i>
<i>Дивергентная тактика</i>		
Расстояние между концами 1 и 2-й БЖ (слева) в 2016 г.	0,73	> 0,05
Расстояние между концами 1 и 2-й БЖ (справа) в 2016 г.	0,84	> 0,05
Расстояние между концами 2 и 3-й БЖ (слева) в 2016 г.	0,96	< 0,05
Расстояние между концами 2 и 3-й БЖ (справа) в 2016 г.	0,93	< 0,05
Расстояние между концами 3 и 4-й БЖ (слева) в 2016 г.	0,98	< 0,05
Расстояние между концами 3 и 4-й БЖ (справа) в 2016 г.	0,95	< 0,05
Расстояние между концами 4 и 5-й БЖ (слева) в 2016 г.	0,78	> 0,05
Расстояние между концами 4 и 5-й БЖ (справа) в 2016 г.	0,88	> 0,05
Расстояние между концами 3 и 4-й БЖ (справа) в 2018 г.	0,74	> 0,05
Расстояние между концами 4 и 5-й БЖ (слева) в 2018 г.	0,40	> 0,05
Ширина половины листа (слева) в 2016 г.	0,85	> 0,05
Ширина половины листа (справа) в 2016 г.	0,84	> 0,05

Примечание – БЖ – боковая жилка, ЛП – листовая пластинка.

Морфологические признаки, для которых характерны статистически значимые конвергентные тактики, укрепляющие целостность морфологической структуры листа *V. pendula* в градиенте техногенной трансформации почвы, выделены только в благоприятный по погодным условиям год (СБП = 4,0 баллов). К ним отнесены длина 4-й боковой жилки первого порядка, длина листовой пластинки, индекс листовой пластинки, расстояние между основаниями 4 и 5-й боковыми жилками первого порядка (Таблица 7.5).

Проявление дивергентных тактик у отдельных признаков в градиенте техногенной трансформации почвы отмечено в менее благоприятный по погодным условиям год (СБП = 3,38 баллов). В этот год проявляется сочетанное действие неблагоприятных погодных факторов и высокого уровня загрязнения почвы тяжелыми металлами, которое приводит к повышению изменчивости признака на участках с высоким уровнем загрязнения почвы. Статистически значимые дивергентные тактики характерны для следующих морфологических признаков листа *V. pendula* (Таблица 7.5): расстояние между концами 2–3-й и 3–4-й боковыми жилками первого порядка. Это говорит о большей по сравнению с другими чувствительности данных признаков у растений с техногенно трансформированных территорий к неблагоприятным погодным факторам.

Следовательно, сочетанное действие неблагоприятных погодных факторов и техногенной трансформации почвы снижает целостность морфологической структуры листа из-за чувствительности выше указанных признаков к исследуемым экологическим факторам.

Таким образом, анализ онтогенетических тактик исследуемых морфологических признаков листа *B. pendula* в разные вегетационные сезоны выявил ряд закономерностей. Статистически значимая конвергентная тактика в градиенте техногенной трансформации почвы характерна для признаков только в благоприятный по погодным условиям год. Такая тактика характерна для длины 4-й боковой жилки первого порядка, длины листовой пластинки, индекса листовой пластинки, расстояния между основаниями 4 и 5-й боковыми жилками первого порядка. Проявление значимых дивергентных тактик отмечено у признаков расстояние между концами 2–3-й и 3–4-й боковых жилок первого порядка в менее благоприятный год, что свидетельствует о их большей чувствительности к неблагоприятным погодным факторам у растений с техногенно трансформированных территорий.

Полученные результаты свидетельствуют о разнообразии реакций морфологических параметров листа *B. pendula* на техногенную трансформацию почвы, что проявляется в реализации шести различных типов онтогенетических тактик. Для большинства признаков листа характерно три – четыре типа тактик, для четырех – две тактики и лишь для индекса формы характерна только конвергентно-дивергентная тактика. Установлено, что один и тот же признак в разных частях листа может характеризоваться разными тактиками. К таким признакам относятся длина, расстояние между основаниями и концами боковых жилок первого порядка, угол между главной и боковой жилкой. Типы тактик, характерные признаку, изменяются в зависимости от погодных факторов. Это такие признаки, как длина жилки, угол, расстояние от кончика до самой широкой части листа, длина листовой пластинки, длина черешка, ИЛП, ИЛ. Наиболее разнообразны тактики у признака «угол»: все четыре вегетационных сезона отличаются по составу тактик, реализуемых в различных частях листа. Таким

образом, погодные условия корректируют тактики, характерные для признаков в градиенте загрязнения. Наряду с этим есть признаки, которые в благоприятный и неблагоприятный годы сохраняют тип онтогенетической тактики: расстояние между концами 1–4-й БЖ первого порядка (конвергентно-дивергентная) и основаниями (неопределенная), ширина листовая пластинки (конвергентная) и ширина половины листовой пластинки (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

При изучении устойчивости биологических систем к экологическим факторам любой природы важное значение имеет оценка согласованности развития организма. Ослабление корреляционных связей между признаками приводит к частичной дезинтеграции системы и позволяет более чутко реагировать на формирующие растение условия среды (Васильев, Ростова, 1977; Шмидт, 1979; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а).

Для оценки степени интегрированности (взаимообусловленности) развития морфологических структур организма используют коэффициент детерминации признаков (R^2_m) – среднее значение квадратов коэффициентов корреляции всех признаков (Ростова, 1999; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005). Изменение взаимообусловленности развития морфологических структур растений на эоклине лежит в основе выделения онтогенетических стратегий (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002; 2004б).

Онтогенетические стратегии *V. pendula* оценивали в соответствии с методическими разработками А. Р. Ишбирдина и М. М. Ишмуратовой (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004б; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005). В анализ включены признаки морфологической структуры листа *V. pendula*, выделенные в категории эколого-биологических, биологических и экологических индикаторов адаптивной изменчивости. Ранее

было доказано отсутствие статистической значимости между значениями признака с левой и правой сторон листа. Это дает нам основание при выделении стратегий оперировать усредненными данными по признаку.

Установлено, что в градиенте ухудшения погодных условий у растений с участков Фон и Импакт-1 повышается сопряженность морфологических признаков. Коэффициент детерминации увеличивается от 0,34 до 0,46 на обоих участках. Это указывает на проявление защитной компоненты в стратегии выживания (Рисунок 7.2а, г).

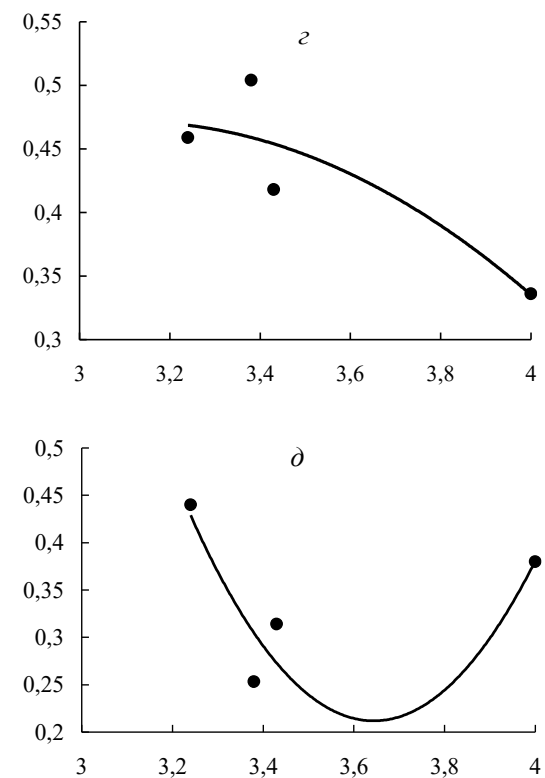
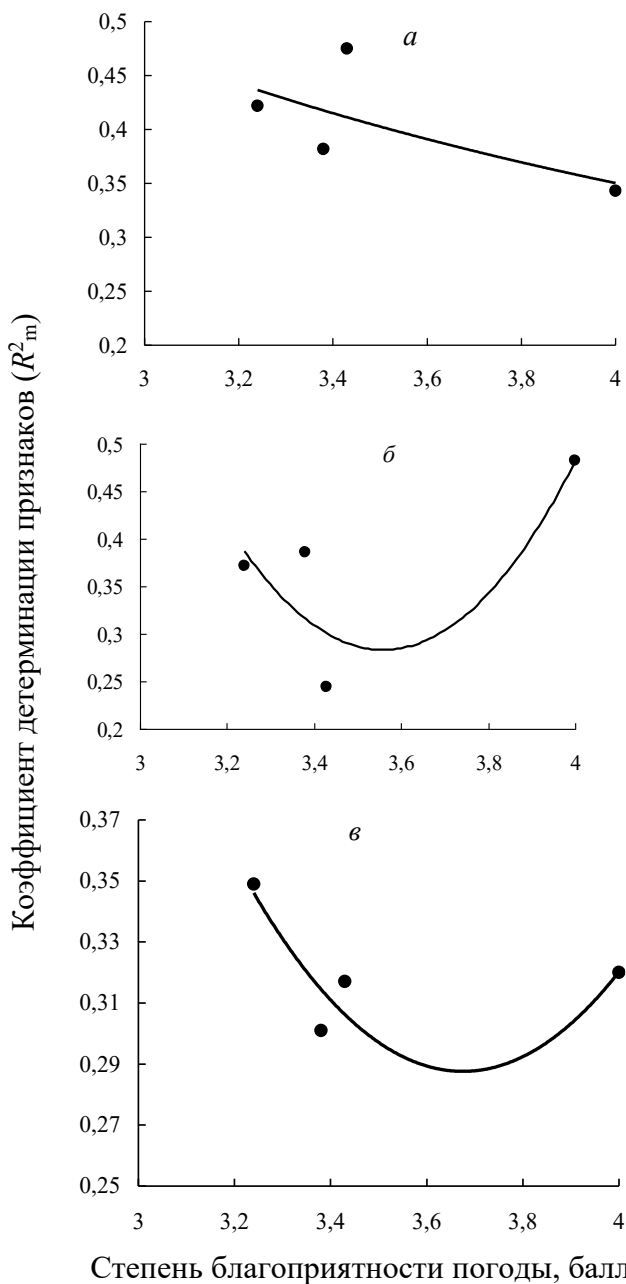


Рисунок 7.2 – Зависимость морфологической интеграции *V. pendula* от степени благоприятности погодных условий.

Участки: а – Фон, б – Буфер-1, в – Буфер-2, з – Импакт-1, ж – Импакт-2

У *V. pendula* с участков Буфер-1, Буфер-2, Импакт-2 выявлена комбинированная стрессово-защитная стратегия. При этом доля проявления стрессовой и защитной компоненты в этой стратегии различна. Так, у растений с первого участка более выражена стрессовая компонента: коэффициент детерминации уменьшается от 0,48 до 0,24, происходит ослабление морфологической интеграции (Рисунок 7.2б). Дальнейшее ухудшение погодных условий включает защитные механизмы взаимообусловленности развития морфологических структур листа, что проявляется в повышении коэффициента детерминации до 0,39 и свидетельствует об усилении морфологической интеграции.

У растений с наиболее загрязненных территорий в большей степени выражена защитная компонента (Рисунок 7.2в, д). Сначала происходит ослабление морфологической интеграции: коэффициент детерминации уменьшается на участке Буфер-2 от 0,32 до 0,30, участке Импакт-2 от 0,36 до 0,25 – проявляется стрессовая компонента. Дальнейшее ухудшение погодных условий повышает коэффициент детерминации до 0,35 (Буфер-2) и до 0,41 (Импакт-2), координированность развития на морфологическом уровне возрастает, проявляется защитная составляющая онтогенетической стратегии.

Таким образом, в градиенте ухудшения погодных условий независимо от места произрастания растений проявляется либо защитный тип онтогенетической стратегии, либо стрессово-защитный. В обоих случаях неблагоприятные погодные условия приводят к усилению морфологической интеграции.

В градиенте техногенной трансформации почвы для *V. pendula* показана стрессово-защитная онтогенетическая стратегия: увеличение токсической нагрузки приводит вначале к морфологической дезинтеграции, а затем – к усилению морфологической интеграции (Рисунок 7.3а, б).

Интересно, что в большей степени данная стратегия проявляется в неблагоприятный по погодным условиям год (Рисунок 7.3б). Кроме того, в этот

год защитная компонента в данной стратегии более выражена по сравнению с благоприятным годом.

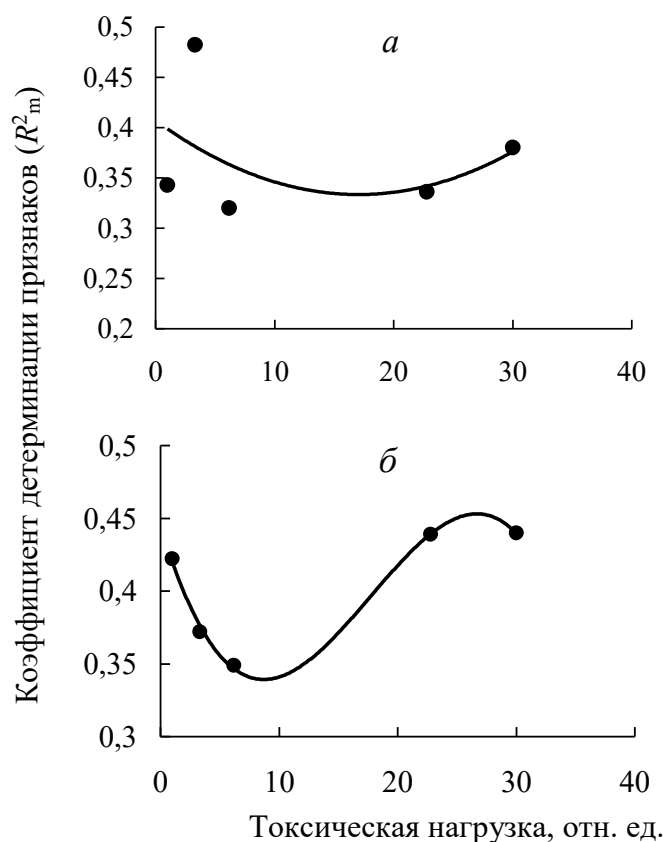


Рисунок 7.3 – Зависимость морфологической интеграции *V. pendula* от уровня токсической нагрузки в местах произрастания растений. Годы: *a* – благоприятный (СБП = 4,0 баллов), *б* – неблагоприятный (СБП = 3,24 балла)

Таким образом, онтогенетическая стратегия является интегральным показателем, отражающим согласованность развития растительного организма в различных условиях. Результаты исследования показали, что независимо от природы действующего стрессового фактора для *V. pendula* в градиенте ухудшения условий характерна комбинированная стрессово-защитная онтогенетическая стратегия. 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.

Подобная комбинированная стрессово-защитная онтогенетическая стратегия показана Т. В. Жуйковой (2022) для одной из морфологических форм

одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* f. *pectinatiforme*), произрастающего в травяных сообществах этих же техногенно трансформированных территорий. Также в градиенте ухудшения условий произрастания у дремлика широколистного (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz.) (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а) и пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra* (L.) Fritsch.) (Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005) проявляется аналогичная стратегия.

Анализ литературы подтверждает адаптивный характер изменения корреляционной структуры растительных организмов независимо от направления онтогенетической стратегии. Высокий уровень интеграции морфологических структур может быть результатом более полной реализации генетической взаимообусловленности в их развитии в условиях оптимума и реализации защитной стратегии в условиях стресса (Жуйкова, 2022).

Резюме

В благоприятный по погодным условиям год наблюдается дифференциация в онтогенетических тактиках у признака «длина жилки в верхней и нижней частях листовой пластинки», в неблагоприятный – ее отсутствие. В благоприятный год для длины жилок в верхней части листа (4–5-я жилки) характерна конвергентная тактика, в нижней (1–3-я жилки) – конвергентно-дивергентная. В неблагоприятный – для признака в целом характерна конвергентная тактика.

Аналогично ведет себя угол: 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, расположенный между 5-й БЖ и главной жилкой, для которого характерна конвергентная тактика.

Для признака «расстояние между концами боковых жилок» как в благоприятный, так и в неблагоприятный годы характерна конвергентно-

дивергентная тактика, за исключением тактики стабилизации, которая характерна для признака, расположенного на верхушке (4–5-я БЖ), в неблагоприятный год.

Для признака «расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка» в большинстве случаев характерна тактика неопределенного варьирования. Однако в благоприятный год при переходе от основания к верхушке листа тактики меняются в направлении конвергентная → неопределенная → конвергентно-дивергентная → конвергентная.

Ширина половины листовой пластинки характеризуется конвергентно-дивергентной тактикой независимо от степени благоприятности года.

Признак «расстояние от кончика до самой широкой части листа» в исследуемый период характеризуется различными тактиками: конвергентно-дивергентной в благоприятный год и неопределенной – в неблагоприятный. Признаки «расстояние от самой широкой части листа до основания» и «ширина листовой пластинки» в благоприятный и неблагоприятный годы характеризуются конвергентной тактикой. Для признаков: длина листовой пластинки, длина черешка, ИЛП, ИЛ – в благоприятный год характерна конвергентная тактика, в неблагоприятный – для первого – неопределенная, для остальных – дивергентно-конвергентная.

Индекс формы независимо от степени благоприятности погоды проявляет конвергентно-дивергентную тактику.

Таким образом, один и тот же признак в разных частях листа может характеризоваться разными тактиками. К таким признакам относятся длина, расстояние между основаниями и концами боковых жилок первого порядка, угол между главной и боковой жилкой. Типы тактик у одного и того же признака могут изменяться в зависимости от погодных факторов. Это такие признаки, как длина жилки, угол, расстояние от кончика до самой широкой части листа, длина листовой пластинки, длина черешка, ИЛП, ИЛ. Наряду с этим выделены признаки, которые в благоприятный и неблагоприятный годы характеризуются одной и той же онтогенетической тактикой: расстояние между концами

и основаниями боковых жилок первого порядка, ширина листовой пластинки и ширина половины листовой пластинки, расстояние от самой широкой части листа до основания. Индекс формы в градиенте погоды сохраняет тип тактики независимо от степени благоприятности погоды.

Неблагоприятные погодные условия приводят к усилению морфологической интеграции у растений со всех исследуемых территорий. У растений проявляется либо защитный тип онтогенетической стратегии, либо стрессово-защитный. Эта закономерность проявляется и в случае техногенной трансформации почвы: увеличение токсической нагрузки приводит вначале к морфологической дезинтеграции, а затем – к усилению морфологической интеграции. Защитная компонента в стрессово-защитной стратегии у вида наиболее выражена в неблагоприятный по погодным условиям год.

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, что подтверждено результатами многофакторного дисперсионного анализа. 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: широкояйцевидный с округленно-клиновидным основанием и заостренной верхушкой тип (211) доминирует только на участке Фон и никогда не доминирует на участках буферной и импактной зон независимо от степени благоприятности погоды. 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 *V. pendula* в ответ на высокий уровень техногенной трансформации почвы и низкие значения СБП 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, уменьшается доля преобладающего морфотипа, и появляются содоминанты. 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 сокращений и условных обозначений

- Б – биологический индикатор адаптивной изменчивости
- БЖ – боковая жилка первого порядка
- ГТК – гидрометрический коэффициент Т. Г. Селянинова
- д – дивергентная тактика
- ДЖ – длина боковой жилки первого порядка
- д-к – дивергентно-конвергентная тактика
- ДЛП – длина листовой пластинки
- ДЧ – длина черешка
- ИЛ – индекс листа
- ИЛП – индекс листовой пластинки
- ИФ – индекс формы
- к – конвергентная тактика
- к-д – конвергентно-дивергентная тактика
- КС – коэффициент стабильности
- ЛП – листовая пластинка
- н – неопределенная тактика
- отн. ед. – относительные единицы
- ПГ – предыдущий год
- РКШМ – расстояние от кончика листа до самого широкого места
- РМКЖ – расстояние между концами боковых жилок первого порядка
- РМОЖ – расстояние между основаниями боковых жилок первого порядка
- РШО – расстояние от самой широкой части до основания листовой пластинки
- с – тактика стабилизации
- СБП – степень благоприятности погоды
- Т – таксономический индикатор адаптивной изменчивости
- ТГ – текущий год
- ТМ – тяжелые металлы

ТН – токсическая нагрузка

Уг (Угол) – угол между главной (центральной) жилкой и боковой жилкой первого порядка

ШЛП – ширина листовая пластинки

ШПЛ – ширина половинки листа

Э – экологический индикатор адаптивной изменчивости

Э-Б – эколого-биологический индикатор адаптивной изменчивости

L – левая сторона листа

R – правая сторона листа

Z – суммарная токсическая нагрузка

Список литературы

1. Абаимов, В. Ф. Дендрология : учеб. пособие для студентов высших учебных заведений / В. Ф. Абаимов. – 3-е изд., перераб. – М. : Академия, 2009. – 362 [1] с. : ил.
2. Абдуллаева, С. Д. Изменчивость количественных признаков листа *Rubus idaeus* L / С. Д. Абдуллаева, З. М. Асадулаев, Х. У. Алиев // Труды Дагестанского отделения Русского ботанического общества. – Махачкала : АЛЕФ (ИП Овчинников М. А.), 2008. – С. 34–37.
3. Авров, Ф. Д. Экология и селекция лиственницы / Ф. Д. Авров // Проблемы региональной экологии = Problems of regional ecology ; Ин-т экологии природ. комплексов, Гос. ком. экологии и природ. ресурсов Томской обл. ; отв. ред. В. Н. Воробьев. – Вып. 7. – Томск : Ин-т экологии природ. комплексов, 1996. – 211, [2] с., [1] л. ил.
4. Агроклиматические ресурсы Свердловской области : справочник / И. Г. Качева О. Б. Федотова, Г. С. Халевицкая [и др.]. – Л. : Гидрометеиздат, 1978. – 158 с. : схем.
5. Антонова, Е. В. Влияние хронического облучения и климатических факторов на популяции пустырника пятилопастного / Е. В. Антонова, В. Н. Позолотина // Современные подходы и методы в защите растений : материалы II Межд. науч.-практ. конф (г. Екатеринбург, 16–18 нояб. 2020 г.). – Екатеринбург : Издательство АМБ, 2020. – С. 128–129.
6. Архив погоды в Нижнем Тагиле [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Нижнем_Тагиле (дата обращения: 12.11.2022).
7. Атласова, Л. Г. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Medicago falcata* в условиях окрестностей города Якутска / Л. Г. Атласова // Естественные и математические науки в современном мире : сборник статей по материалам XV Межд. науч.-практ. конф. – Новосибирск, 2014. – № 2. – С. 121–129.

8. Банаев, Е. В. Ольха пушистая (*Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr.) в Сибири и на Дальнем Востоке России: изменчивость, таксономия, гибридизация: автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Банаев Евгений Викторович. – Новосибирск, 1996. – 17 с.
9. Безель, В. С. Геохимия травянистых биогеоценозов: биогенные циклы химических элементов при загрязнении природной среды тяжелыми металлами / В. С. Безель, Т. В. Жуйкова, В. А. Гордеева // Геохимия. – 2015. – № 3. – С. 252–263.
10. Безель, В. С. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов / В. С. Безель, Т. В. Жуйкова, В. Н. Позолотина // Экология. – 1998. – № 5. – С. 376–382.
11. Биология: в 2 кн. – Кн. 1: учеб. для медиц. спец. вузов / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков, В. В. Синельщикова; под ред. В. Н. Ярыгина. – 5-е изд., испр. и доп. – М.: Высшая школа, 2003. – 432 с.: ил.
12. Бобокалонов, Д. М. Морфологическая структура и устойчивость развития листьев *Platanus orientalis* L. в условиях техногенного загрязнения Гиссарской долины (Таджикистан): автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 / Бобокалонов Джамолиддин Муроталиевич. – Душанбе, 2018. – 25 с.
13. Булыгин, Н. Е. Дендрология: учебник для вузов / Н. Е. Булыгин. – 2-е изд., перераб. и доп. – Л.: Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1991. – 351, [1] с.: ил.
14. Буньо, Л. В. Особенности морфогенеза осоки шершавой (*Carex hirta* L.) на нефтезагрязненной почве / Л. В. Буньо, О. Н. Цвилюнок // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. 22, № 5. – С. 800–809.
15. В градиенте влияния выбросов Карабашского медеплавильного комбината изменяется размер, но не флуктуирующая асимметрия листа березы повислой / Е. В. Коротеева, Д. В. Веселкин, Н. Б. Куянцева, О. Е. Чащина // Доклады Академии наук. – 2015. – Т. 460, № 3. – С. 364–367. – DOI 10.7868/S0869565215020279.

16. Вавилов, Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н. И. Вавилов ; отв. ред. И. А. Рапопорт ; АН СССР, Секция хим.-технол. и биол. наук. – Л. : Наука : Ленингр. отд-ние, 1987. – 259, [1] с., [1] л. портр.

17. Валуйских, О. Е. Фенотипическая изменчивость *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) в краевых популяциях на известняках европейского северо-востока России / О. Е. Валуйских, Л. В. Тетерюк // Экология. – 2014. – № 1. – С. 30.

19. Васильев, А. Г. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии = Homological variability of morphological structures and epigenetic divergence among taxa: principles of population meronomy : монография / А. Г. Васильев, И. А. Васильева ; Российская акад. наук, Уральское отд-ние, Ин-т экологии растений и животных. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 511 с. : ил., табл.

20. Васильев, Б. Р. О некоторых корреляциях признаков листа *Bryophyllum* (Crassulaceae) : опыт использования автоматических систем для измерения объектов и обработки данных при морфологических исследованиях / Б. Р. Васильев, Н. С. Ростова // Ботанический журнал. – 1977. – Т. 62, № 3. – С. 319–329.

21. Веселова, Т. В. Стресс у растений : биофизический подход / Т. В. Веселова, В. А. Веселовский, Д. С. Чернавский. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1993. – 144 с.

22. Ветчинникова, Л. В. Береза. Вопросы изменчивости: морфофизиологические и биохимические аспекты / Л. В. Ветчинникова ; отв. ред. А. Ф. Титов ; Рос. акад. наук, Кар. науч. центр, Ин-т леса. – М. : Наука, 2004 (С.-Петербург. тип. Наука). – 183, [1] с. : ил., табл.

23. Викторov, В. П. Внутривидовая изменчивость растений : учеб. пособие / В. П. Викторov ; Министерство образования и науки Российской

Федерации, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет». – М. : МПГУ, 2016. – 171 с. : ил., табл.

24. Виталитетная структура и онтогенетическая стратегия *Delphinium litwinowii* (Ranunculaceae) / А. В. Богослов, А. С. Кашин, И. В. Шилова, Т. А. Крицкая, А. С. Пархоменко, Л. В. Гребенюк // Известия Саратовского ун-та. – 2019. – Т. 19, № 3. – С. 295–304.

25. Генкель, П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений / П. А. Генкель. – М. : Наука, 1982. – 280 с.

26. Гнеушева, Т. М. Внутривидовая дифференциация дуба черешчатого на внутривидовые группы, географические и экологические ценопопуляции в разных частях ареала / Т. М. Гнеушева, А. П. Кожевников, А. П. Крутов // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. – 2012. – № 9 (128). – С. 5–8.

27. Гордеева, В. А. Продуктивность травянистых сообществ в условиях сочетанного действия химического загрязнения и погодных-климатических факторов / В. А. Гордеева, Т. В. Жуйкова // Тобольск научный – 2014 : материалы XI Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участ. (г. Тобольск, Россия, 07–08 нояб. 2014 г.). – Тобольск : ООО Принт-Экспресс, 2014. – С. 58–61.

28. Гордеева, В. А. Фитомасса и темпы ее разложения в травяных сообществах в условиях техногенного загрязнения почвы : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Гордеева Валентина Андреевна. – Нижний Новгород, 2018. – 24 с.

29. Дрожжина, В. Н. Изменение морфометрических показателей вегетативных органов *Tilia cordata* Roth. в условиях городской среды / В. Н. Дрожжина // Промышленная ботаника. – 2019. – Т. 19, № 3. – С. 55–58.

30. Дуля, О. В. Изменение формы и размера листьев *Lychnis flos-cuculi* L. в градиенте полиметаллического загрязнения / О. В. Дуля, В. С. Микрюков // Вестник Тамбовского ун-та. Серия : Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, № 3. – С. 778–782.

31. Дылис, Н. В. Сибирская лиственница : Материалы к систематике, географии и истории / Н. В. Дылис ; под ред. акад. В. Н. Сукачева. – М. : Моск. о-во испытателей природы, 1947 (Л. : 1-я тип. Гизлегпрома). – 138 с., 1 л. карт. : ил., карт.

32. «Евраз НТМК» – как решают проблему экологии Нижнего Тагила владельцы предприятия [Электронный ресурс] // BezFormata.Com. – Режим доступа: <https://ntagil.bezformata.com/listnews/evraz-ntmk-kak-reshayut/100439179/?ysclid=lcwzsoi2t391060704> (дата обращения: 25.10.2022).

33. Егорова, Н. Ю. Онтогенетические тактики и стратегии выживания *Oxycoccus palustris* Pers. в болотных экосистемах таежной зоны (Кировская область) // Известия Саратовского ун-та. Новая серия. Серия : Химия. Биология. Экология. – 2019а. – Т. 19, вып. 4. – С. 473–480. – DOI 10.18500/1816-9775-2019-19-4-473-480.

34. Егорова, Н. Ю. Особенности онтогенетической стратегии *Vaccinium myrtillus* L. в лесных экосистемах северо-востока европейской России / Н. Ю. Егорова // Экология родного края: проблемы и пути их решения : материалы XIV Всероссийской науч.-практ. конф. с междунар. участием (г. Киров, 16–18 апр. 2019 г.). – 2019б. – С. 274–277.

35. Егорова, Н. Ю. Оценка состояния ценопопуляции *Cypripedium calceolus* L. на выходах известняковых пород по склонам долины реки Вятка / Н. Ю. Егорова, В. Н. Сулейманова // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. – 2019в. – № 47. – С. 40–58. – DOI 10.17223/19988591/47/3.

36. Жуйкова, В. А. Изменение надземной фитомассы луговых сообществ при сочетанном действии химического загрязнения и погодно-климатических факторов / В. А. Жуйкова, Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг // Антропогенная трансформация природной среды: материалы междунар. конф. (г. Пермь, 18–21 окт. 2010 г.). – В 3-х т. – Пермь : Пермский гос. нац. исслед. ун-т, 2010 – Т. 1, Ч. 1. – С. 287–293.

37. Жуйкова, Т. В. Изменчивость признаков мужского гаметофита морфологических форм *Taraxacum officinale* Wigg s.l. в условиях техногенной

трансформации почвы / Т. В. Жуйкова, А. А. Коваленко, А. В. Мезина // Самарский научный вестник. – 2021. – Т. 10, № 2. – С. 31–39. – DOI 10.17816/snv2021102104.

38. 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. – DOI 10.55355/snv2022112106.

39. Жуйкова, Т. В. Растительные системы в условиях техногенной трансформации среды / Т. В. Жуйкова ; ФГАОУ ВО «РГППУ». – М. : Наука, 2022. – 339 с.

40. Жуйкова, Т. В. Реакция ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.16, 03.00.05 / Жуйкова Татьяна Валерьевна. – Екатеринбург, 2009. – 40 с.

41. 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. 58–62. – DOI 10.17816/snv202094109.

42. Зависимость фитомассы травяных сообществ, произрастающих на антропогенно трансформированных территориях, от погодных факторов / Т. В. Жуйкова, В. С. Безель, И. Е. Бергман, В. А. Гордеева, Э. В. Мелинг // Сибирский экологический журнал. – 2018. – Т. 25, № 4. – С. 489–501. – DOI 10.15372/SEJ20180409.

43. Здоровье среды : методика оценки : Оценка состояния природных популяций по стабильности развития : метод. руководство для заповедников / В. М. Захаров, А. С. Баранов, В. И. Борисов [и др.] ; Центр экол. политики России, Центр здоровья среды. – М. : Центр экологической политики России, 2000. – 68 с.

44. Зиятдинова, К. З. Морфология листьев и побегов дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях загрязнения окружающей среды (на примере

Уфимского промышленного центра) / К. З. Зиятдинова, Р. В. Уразгильдин, А. В. Денисова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1–6. – С. 1466–1469.

45. Злобин, Ю. А. Популяционная экология растений : современное состояние, точки роста : монография / Ю. А. Злобин – Сумы : Университетская книга, 2009. – 263 с.

46. Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений : учеб.-метод. пособие / Ю. А. Злобин. – Казань : Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 145, [1] с. : ил.

47. Изменчивость популяционных параметров: адаптация к токсическим факторам среды / В. С. Безель, В. Н. Позолотина, Е. А. Бельский, Т. В. Жуйкова // Экология. – 2001. – № 6. – С. 447–453.

48. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции : учебник для студентов высших учебных заведений / С. Г. Инге-Вечтомов. – 2-е изд., перераб. и доп. – СПб. : Изд-во Н-Л, 2010. – 720 с.

49. Ишбирдин, А. Р. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова // Методы популяционной биологии : сборник материалов докладов VII Всероссийского популяционного семинара (г. Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.) ; отв. ред. Н. В. Глотов. – Сыктывкар : ФГБУН Федеральный исследовательский центр Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук. – 2004а. – С. 113–120.

50. Ишбирдин, А. Р. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова // Ученые записки НТГСПА : материалы VI Всерос. популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (г. Нижний Тагил, 02–06 декабря 2004 г.). – Нижний Тагил : НТГСПА, 2004б. – С. 80–85.

51. Ишбирдин, А. Р. Некоторые направления и итоги исследований редких видов флоры республики Башкортостан / А. Р. Ишбирдин,

М. М. Ишмуратова // Вестник Удмуртского ун-та. Серия : Биология. Науки о Земле. – 2009. – № 1. – С. 59–72.

52. Ишбирдин, А. Р. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова, Т. В. Жирнова // Вестник Нижегородского ун-та им. Н. И. Лобачевского. Серия : Биология. – 2005. – № 1. – С. 85–98.

53. Ишмуратова, М. М. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* / М. М. Ишмуратова, А. Р. Ишбирдин // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии : сборник тезисов докладов IV Всерос. популяционного семинара (г. Нижний Тагил, 2–6 декабря 2002 г.) ; отв. ред. Т. В. Жуйкова. – Нижний Тагил : НТГСПА, 2002. – С. 76–78.

54. Ишмуратова, М. М. Родиола ирмельская на Южном Урале / М. М. Ишмуратова ; Российская академия наук, Уфим. науч. центр, Ботанический сад-ин-т. – М. : Наука, 2006. – 249, [1] с. : ил., табл.

55. Ишмуратова, М. М. *Rhodiola Iremelica* Boriss. на Южном Урале : экологические, биологические, биохимические, ценопопуляционные особенности, тактики и стратегии выживания, воспроизводство и вопросы охраны : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Ишмуратова Майя Мунировна. – Пермь, 2004. – 35 с.

56. Капустин, В. Г. География Свердловской области : учеб. пособие для учащихся ст. классов / В. Г. Капустин, И. Н. Корнев ; Департамент образования Правительства Свердл. обл. – Екатеринбург : Сред.-Урал. кн. изд-во, 1997. – 280, [4] с. : ил.

57. Капустин, В. Г. География Свердловской области : учеб. пособие для учащихся ст. классов / В. Г. Капустин, И. Н. Корнев ; Екатеринбург: Сред.-Урал. кн. изд-во, 2010. – 223.

58. Капустин, В. Г. География Свердловской области : электронный учебник [Электронный ресурс] / В. Г. Капустин, И. Н. Корнев. – Режим доступа: https://geografia-sverd.ucoz.ru/index/geograficheskoe_polozhenie/0-5 (дата обращения: 14.11.2021).

59. Капустин, В. Г. Свердловская область. Природа, население, хозяйство, экология : учеб. пособие для учащихся ст. классов по курсу «География Свердловской области» / В. Г. Капустин, И. Н. Корнев.– 2-е изд., перераб. – Екатеринбург : У-Фактория, 2004. – 325 с.

60. Кардашевская, К. В. Структура изменчивости признаков *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link в долине средней Лены / К. В. Кардашевская, В. Е. Кардашевская, Д. А. Алексеева // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2020. – Т. 19, № 2. – С. 207–210. – DOI 10.14258/pbssm.2020104.

61. Кириллова, И. А. Динамика популяций, репродуктивный успех и сезонное развитие *Cypripedium calceolus* в разных условиях произрастания как ответ на действие погодных факторов / И. А. Кириллова, Д. В. Кириллов // Сибирский экологический журнал. – 2021. – Т. 28. – № 5. – С. 590–602. – DOI 10.15372/SEJ20210508.

62. Кириллова, И. А. Влияние погодных условий на сезонное развитие, структуру популяции и репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae, Liliopsida) в Республике Коми / И. А. Кириллова, Д. В. Кириллов // Поволжский экологический журнал. – 2022. – № 2. – С. 173–192. – DOI <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-2-173-192>.

63. Клевцова, М. А. Влияние городских условий на морфометрические параметры листовых пластинок древесных растений / М. А. Клевцова, А. В. Юранова // Современные проблемы интродукции и сохранения биоразнообразия растений : материалы 3-й заочной науч.-практ. конф. с междунар. участием, посвященной 80-летию Ботанического сада им. проф. Б. М. Козо-Полянского Воронежского госуниверситета (г. Воронеж, 15 окт. 2017 г.) ; Воронежский гос. ун-т, Ботанический сад им. проф. Б. М. Козо-Полянского, Совет ботанических садов России, Русское ботаническое общество, Департамент природных ресурсов и экологии Воронежской области, Управление экологии администрации городского округа город Воронеж. – Воронеж : Роза ветров, 2017. – С. 164–169.

64. Клевцова, М. А. Изменение морфометрических параметров листовых пластинок *Populus italica* (Du Roi) Moench под влиянием эмиссии загрязняющих веществ промышленных предприятий / М. А. Клевцова, А. А. Михеев // Региональные геосистемы. – 2021. – Т. 45, № 4. – С. 558–575. – DOI 10.52575/2712-7443-2021-45-4-558-575.

65. Клевцова, М. А. Оценка влияния стрессовых факторов урбанизированной среды на древесные растения / М. А. Клевцова, А. А. Михеев // Проблемы и мониторинг природных экосистем : сборник статей VII Всерос. науч.-практ. конф. (г. Пенза, 19–20 окт. 2020 г). – Пенза : Пензенский гос. аграрный ун-т, 2020а. – С. 73–76.

66. Клевцова, М. А. Экодиагностика урбанизированной среды по морфометрическим показателям листовых пластинок *Betula pendula* Roth / М. А. Клевцова, А. А. Михеев // Региональные геосистемы. – 2020б. – Т. 44, № 4. – С. 432–445. – DOI 10.18413/2712-7443-2020-44-4-432-445.

67. Климат Нижнего Тагила / А. А. Романец, Р. Н. Еговцева, Л. А. Жукова [и др.] ; под ред. Ц. А. Швер. – Л. : Гидрометеиздат, 1984. – 135 с. : ил.

68. Климат Свердловской области [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://trasa.ru/region/sverdlovskaya_clim.html (дата обращения: 14.11.2022).

69. Климатические данные городов по всему миру [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://ru.climate-data.org> (дата обращения: 14.11.2022).

70. Климов, А. В. Изменчивость морфологических признаков листьев в субпопуляции *Populus laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) поймы реки Средняя Магонакова (Кузнецкий Алатау) / А. В. Климов // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов : материалы II Междунар. конф. (г. Кемерово, 24–25 нояб. 2009 г.). – Кемерово, 2009. – С. 99–103.

71. Кожевников, А. П. Кустарники-интродуценты в озеленительных посадках населенных пунктов Свердловской области / А. П. Кожевников,

Н. В. Шипицина, Е. Б. Кондратова // Леса России и хозяйство в них. – 2022. – № 2. – С. 36–43. – DOI 10.51318/FRET.2022.27.36.005.

72. Конспект флоры Свердловской области. Часть III: Двудольные растения (Aristolochiaceae – Monotropaceae) / М. С. Князев, Е. Н. Подгаевская, А. С. Третьякова, Н. В. Золотарёва, П. В. Куликов // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2018. – Т. XII, № 2. – С. 4–95. – DOI 10.24411/2072-8816-2020-10077.

73. Корона, В. В. Строение и изменчивость листьев растений : основы модульной теории / В. В. Корона, А. Г. Васильев ; Российская акад. наук, Уральское отд-ние, Ин-т экологии растений и животных. – 2-е изд., испр. и доп. – Екатеринбург : ИЭРиЖ УрО РАН, 2007. – 279 с. : ил., портр.

74. Красильникова, Л. А. Анатомия растений : растительная клетка, ткани, вегетативные органы : учеб. пособие для студентов высших учеб. заведений / Л. А. Красильникова, Ю. А. Садовниченко. – Харьков : Колорит, 2004. – 245 с.

75. Кузнецова, Е. В. Флуоресценция листьев высших растений при повышенных температурах / Е. В. Кузнецова // Биофизика. – 1982. – Т. 27, Вып. 5. – С. 809–811. – PMID 7138929.

76. Куянцева, Н. Б. Оценка виталитета ценопопуляций *Phragmites Australis* (Cav.) Trin. Ex. Steud. в условиях разнотипного химического загрязнения (Южный Урал) [Электронный ресурс] / Н. Б. Куянцева, О. Е. Чащина, П. О. Андреева // Наука ЮУрГУ : материалы 66-й науч. конф. секции технических наук (г. Челябинск, 15–17 апр. 2014 г.). – Электрон. текст. дан. (46,3 Мб). – Челябинск : Издат. центр ЮУрГУ, 2014. – 1 электрон. опт. диск (DVD); 12 см – Системные требования: PC не ниже класса Pentium I; ОЗУ 512 Mb; ОС Windows 2000/XP/Vista/7; Adobe Acrobat Reader; DVDROM дисковод. – Загл. с экрана. – 2014. – С. 1622–1626.

77. Ловелиус, Н. В. Изменчивость прироста деревьев: дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий / Н. В. Ловелиус. – Л. : Наука ; Ленингр. отд-ние, 1979. – 231 с.

78. Локтева, А. В. Изменчивость признаков листа вишни *Maackia Prunus maackii* Rupr. / А. В. Локтева, В. С. Симагин // Научные ведомости Белгородского гос. ун-та. Серия : Естественные науки. – 2013. – № 24 (167). – С. 25–31.

79. Локтева, А. В. Полиморфизм черемухи кистевой на юге Западной Сибири как источник форм для интродукции и аналитической селекции : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Локтева Анна Владимировна. – Новосибирск, 2009. – 19 с.

80. Локьяева, Ж. Р. Влияние экологических факторов на состояние ценопопуляций *Inula Britannica* L. / Ж. Р. Локьяева, А. Я. Тамахина // Известия Горского гос. аграрного ун-та. – 2017. – Т. 54, № 4. – С. 171–181.

81. Лотова, Л. И. Морфология и анатомия высших растений : учеб. пособие / Л. И. Лотова. – М. : Эдиториал УРСС, 2001. – 526 с.

82. Лянгузова, И. В. Динамические тренды популяций *Vaccinium myrtillus* L. В зоне воздействия медно-никелевого комбината: результаты 20-летнего мониторинга / И. В. Лянгузова, Е. А. Мазная // Экология. – 2012. – № 4. – С. 261-269. – EDN NLMYWU.

83. Магомедмирзаев, М. М. Введение в количественную морфогенетику / М. М. Магомедмирзаев ; отв. ред. А. В. Яблоков; АН СССР ; Дагестанский филиал. – М. : Наука, 1990. – 226, [3] с. : ил.

84. Магомедова, Б. М. Изменчивость показателей плодов и однолетних семян редкого вида каркас кавказский / Б. М. Магомедова // Лесоведение. – 2019. – № 3. – С. 188–197. – DOI 10.1134/S0024114819020050.

85. Мазная, Е. А. Эколого-популяционный мониторинг ягодных кустарничков при аэротехногенном загрязнении / Е. А. Мазная, И. В. Лянгузова. – СПб. : «ВВМ», 2010. – 194 с.

86. Малков, Ф. С. Байкальский центр изучения морфологии однолетних и многолетних листьев растений / Ф. С. Малков, Ю. В. Нурминская // Перспективы развития биомедицинских технологий в Байкальском регионе :

сборник тез. междунар. науч. конф. (г. Иркутск, 5–7 февр. 2019 г.). – Иркутск : Изд-во Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2019. – С. 54–55.

87. Мамаев, С. А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства *Pinaceae* на Урале : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Мамаев Станислав Александрович. – Свердловск, 1970. – 54 с.

88. Мамаев, С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae* на Урале) / С. А. Мамаев. – М. : Наука, 1973. – 284 с.

89. Мамедова, Р. Н. Биоиндикационные параметры *Quercus pubescens* Willd. в естественных лесных фитоценозах и в условиях воздействия транспортных потоков / Р. Н. Мамедова // Бюллетень науки и практики. – 2019. – Т. 5, № 1. – С. 59–66. – DOI 10.5281/zenodo.2539559.

90. Мелинг, Э. В. Влияние погодно-климатических факторов на видовую насыщенность луговых сообществ при загрязнении почвы тяжелыми металлами / Э. В. Мелинг, Т. В. Жуйкова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: мат-лы VI Всерос. научн. конф. с междунар. участием (г. Йошкар-Ола, 11–14 марта 2015 г.). – Йошкар-Ола : Марийский гос. ун-т. – С. 85–88.

91. Мигалина, С. В. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума / С. В. Мигалина, Л. А. Иванова, А. К. Махнев // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 6. – С. 948–953.

92. Михайловская, И. С. Строение растений в связи с условиями жизни : учеб. пособие для студентов-заочников биол. фак. пед. ин-тов / И. С. Михайловская ; Моск. гос. заоч. пед. ин-т. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Просвещение, 1977. – 103 с.

93. Набиуллин, М. И. Биология и охрана некоторых корневищных видов семейства *Orchidaceae* на охраняемых (Башгосзаповедник) и сопредельных территориях : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Набиуллин Марс Ишдавлетович. – Пермь, 2008. – 14 с.

94. Нижний Тагил / Сост. В. К. Ковалевич ; ред. коллегия : Ю. В. Петров (пред.) [и др.]. – 4-е изд., перераб. – Свердловск : Сред.-Урал. кн. изд-во, 1977. – 159 с. : 48 л. ил.

95. Нижний Тагил : 250 лет / Е. В. Боташова, С. К. Быстров, В. И. Волков [и др.]. – 3-е изд., испр., перераб. и доп. – Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1971. – 204 с.

96. Нижний Тагил : официальный сайт [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://ntagil.org/> (дата обращения: 20.11.2021).

97. Николаева, Н. Н. Морфометрия вегетативных почек березы: ауксипласты / Н. Н. Николаева, М. М. Лери, Л. Л. Веселкова // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды : материалы междунар. конф. (г. Петрозаводск, 20–24 июня 2011 г.) ; отв. ред. Л. Л. Новицкая. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2011а. – С. 215–220.

98. Николаева, Н. Н. Морфометрия вегетативных почек березы: брахипласты / Н. Н. Николаева, М. М. Лери, Л. Л. Веселкова // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды : материалы междунар. конф. (г. Петрозаводск, 20–24 июня 2011 г.) ; отв. ред. Л. Л. Новицкая. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2011б. – С. 209–215.

99. Нормирование материально-технических ресурсов в газовой промышленности материально-технических ресурсов в газовой промышленности : справочник / Д. Т. Аксенов, Б. В. Хронин, Ю. И. Морозов [и др.] ; под ред. Д. Т. Аксенова. – М. : Недра, 1982. – 208 с. : ил.

100. НТМК за год снизил выбросы в атмосферу на 1000 тонн [Электронный ресурс] / Все новости : информ. агентство. – 09.03.2021. – Режим доступа: <https://vsenovostint.ru/2021/03/09/ntmk-za-god-snizil-vybrosy-v-atmosferu-na-1000-tonn/> (дата обращения: 16.11.2021).

101. О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2016 году : государственный доклад [Электронный ресурс] / Министерство

природных ресурсов и экологии Свердловской области : офиц. сайт. – Режим доступа: <https://mprso.midural.ru/article/show/id/1126> (дата обращения: 16.11.2021).

102. О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2017 году : государственный доклад [Электронный ресурс] / Министерство природных ресурсов и экологии Свердловской области : офиц. сайт. – Режим доступа: <https://mprso.midural.ru/article/show/id/1126> (дата обращения: 16.11.2021).

103. О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2018 году : государственный доклад [Электронный ресурс] / Министерство природных ресурсов и экологии Свердловской области : офиц. сайт. – Режим доступа: <https://mprso.midural.ru/article/show/id/1126> (дата обращения: 16.11.2021).

104. О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2019 году : государственный доклад [Электронный ресурс] / Министерство природных ресурсов и экологии Свердловской области : офиц. сайт. – Режим доступа: <https://mprso.midural.ru/article/show/id/1126> (дата обращения: 16.11.2021).

105. О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2020 году : государственный доклад [Электронный ресурс] / Министерство природных ресурсов и экологии Свердловской области : офиц. сайт. – Режим доступа: <https://mprso.midural.ru/article/show/id/1126> (дата обращения: 16.11.2021).

106. О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2021 году : государственный доклад [Электронный ресурс] / Министерство природных ресурсов и экологии Свердловской области : офиц. сайт. – Режим доступа: <https://mprso.midural.ru/article/show/id/1126> (дата обращения: 10.11.2022).

107. Онтогенетическая структура и жизненные стратегии ценопопуляций *Delphinium pubiflorum* / И. В. Шилова, А. С. Кашин, А. В. Богослов,

А. С. Пархоменко // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2018. – Т. 27, № 4-1. – С. 40–49. – DOI 10.24411/2073-1035-2018-10089.

108. Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П. Л. Горчаковский, Е. А. Шурова, М. С. Князев [и др.]. – М. : Наука, 1994. – 525 с.

109. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий / М. М. Ишмуратова, М. И. Набиуллин, И. В. Суюндуков, А. Р. Ишбирдин ; Акад. наук Республики Башкортостан, ФГУ «Башкирский гос. природный заповедник», ГОУ ВПО «Башкирский гос. ун-т», ГОУ ВПО «Сибайский ин-т Башкирского гос. ун-та». – Уфа : Гилем, 2010. – 176 с. : ил., табл.

110. Особенности межпопуляционной изменчивости *Delphinium pubiflorum* ((DC) Turcz. Ex Nuth) на территории Саратовской области / Н. Н. Ермолаева, А. С. Кашин, Н. А. Петрова, И. В. Шилова // Бюллетень Ботанического сада Саратовского гос. ун-та. – 2017. – Т. 15, вып. 1. – С. 14–33.

111. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг, С. Ю. Кайгородова, В. С. Безель, В. А. Гордеева // Экология. – 2015. – № 3. – С. 163–172. – DOI 10.7868/S0367059715030130.

112. Оценка состояния растений по стабильности развития в естественных и антропогенных условиях (флуктуирующая асимметрия признаков листа березы повислой *Betula pendula* Roth) / В. М. Захаров, Е. Г. Шадрина, Н. В. Турмухаметова [и др.] // Известия РАН. Серия биологическая, 2020. – № 2. – С. 191–196. – DOI 10.31857/S0002332920020113.

113. 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. науч. конф. с междунар. участием (Москва, 29 мая 2019 г.; г. Тула, 30–31 мая 2019 г.); отв. ред. Е. Г. Шадрина. – Якутск : Национальная библиотека РС(Я), 2019. – С. 62–72.

114. Пикалова, Е. В. К оценке внутривидовой изменчивости *Ambrosia trifida* L. в условиях г. Оренбурга и Республики Башкортостан / Е. В. Пикалова, Н. П. Стецук // Вестник Оренбургского гос. пед. ун-та : электронный научный журнал. – 2013. – № 1 (5). – С. 35–39.

115. Погода и климат Екатеринбурга и Свердловской области [Электронный ресурс] // Meteonova. – Режим доступа: [https://www.meteonova.ru/klimat/66/Sverdlovskaya %20Oblast/?ysclid=lageon3nlo191819224](https://www.meteonova.ru/klimat/66/Sverdlovskaya%20Oblast/?ysclid=lageon3nlo191819224) (дата обращения: 14.11.2021).

116. Погода и климат : справочно-информ. портал : официальный сайт [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (дата обращения: 10.11.2021).

117. Полонский, В. И. Морфометрические показатели листьев *Syringa josikaea* Jacq. в оценке качества городской среды / В. И. Полонский, И. С. Полякова // Вестник КрасГАУ. – 2014. – № 8 (95). – С. 130–133.

118. Попова, О. С. Древесные растения лесных, защитных, зеленых насаждений : учеб. пособие для вузов / О. С. Попова, В. П. Попов, Г. У. Харахонова. – 2-е изд., стер. – СПб. : Лань, 2021. – 192 с.

119. Почвенный микробиоценоз как показатель стабильности луговых сообществ при химическом загрязнении среды тяжелыми металлами / И. Б. Ившина, Л. В. Костина, Т. Н. Каменских, В. А. Жуйкова, Т. В. Жуйкова, В. С. Безель // Экология. – 2014. – № 2. – С. 83–90.

120. Правдин, Л. Ф. Сосна обыкновенная : изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л. Ф. Правдин ; Акад. наук СССР. Гос. ком. по лесной, целлюлозно-бум., деревообрабатывающей пром-сти и лесному хозяйству при Госплане СССР. Лаборатория лесоведения. – М. : Наука, 1964. – 191 с., 1 л. ил.

121. Природно-климатические условия Свердловской области [Электронный ресурс] // GeographyLab. – Режим доступа: <http://www.geographylab.ru/gehens-121-1.html> (дата обращения: 14.11.2021).

122. Прокаев, В. И. Физико-географическое районирование Свердловской области : учеб. пособие / В. И. Прокаев ; М-во просвещения РСФСР. Свердл. гос. пед. ин-т. – Ч. 1. – Свердловск : [б. и.], 1976. – 134 с.

123. Прошкин, Б. В. Изменчивость количественных и качественных признаков *Populus × sibirica* G. V. Krylov & G. V. Grig. Ex A. K. Skvortsov / Б. В. Прошкин, А. В. Климов // Социально-экологические технологии. – 2019. – Т. 9, № 2. – С. 162–175. – DOI 10.31862/2500-2961-2019-9-2-162-175.

124. Пугач, Е. А. Индивидуальная изменчивость лиственницы Сукачева на Среднем Урале : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Пугач Евгений Андреевич. – Свердловск, 1964. – 25 с.

125. Пушкарёва, О. В. Стратегия жизни *Epipactis Helleborine* (L.) Crantz. / О. В. Пушкарёва // Известия самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13, № 5 (2). – С. 103–105.

126. Раковская, Э. М. Ландшафтно-экологическое изучение города Нижнего Тагила / Э. М. Раковская, Д. А. Скупкин // Теоретические и прикладные проблемы геоэкологии : тезисы докладов междунар. науч. конф. (г. Минск, 26–29 сент. 2001 г.) ; редкол.: А. Н. Витченко (отв. ред.) и др. – Минск : Квадрограф, 2001. – С. 172–174.

127. Расписание погоды : rp5.ru [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://rp5.ru> (дата обращения: 10.11.2021).

128. Рахмангулов, Р. С. Влияние антропогенной нагрузки на адаптацию *B. pendula* Roth / Р. С. Рахмангулов // Аграрная Россия. – 2016а. – № 8. – С. 24–26.

129. Рахмангулов, Р. С. Структура изменчивости морфологических признаков *Betula pubescens* Ehrh. на высотном градиенте Южного Урала / Р. С. Рахмангулов // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2016б. – № 10-1. – С. 41–43.

130. Рахмангулов, Р. С. Морфологическая структура и изменчивость листьев березы (*Betula* L.) на высотном градиенте (Южный Урал) и в условиях

антропогенной нагрузки : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 / Рахмангулов Руслан Султанович. – Уфа, 2017. – 18 с.

131. Романова, Э. П. Природные ресурсы мира : учеб. пособие / Э. П. Романова, Л. И. Куракова, Ю. Г. Ермаков. – М. : Изд-во МГУ, 1993. – 303, [1] с. : ил., карт.

132. Ростова, Н. С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. I. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* Lam. / Н. С. Ростова // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84, № 11. – С. 50–66.

133. Ростова, Н. С. Корреляции: структура и изменчивость : монография / Н. С. Ростова. – СПб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2002. – 308 с.

134. Ростова, Н. С. Структура и изменчивость корреляций морфологических признаков цветковых растений : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Ростова Наталья Семеновна. – СПб., 2000. – 40 с.

135. Савинов, А. Б. Фенотипические изменения в городских ценопопуляциях подорожника большого при разной техногенной нагрузке на их биотопы / А. Б. Савинов, М. А. Солошенко // Проблемы регионального экологического мониторинга. – Н. Новгород, 2002. – С. 121–122.

136. Савинцева, Л. С. Экологический анализ адаптивных механизмов растений в урбанизированной среде : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Савинцева Лариса Сергеевна. – Петрозаводск, 2015. – 23 с.

137. Самофертильность у сосны обыкновенной как один из механизмов ее устойчивости к химическим мутагенам / О. С. Машкина, Н. Ф. Кузнецова, Ю. Н. Исаков, А. К. Буторина // Экология. – 2009. – № 6. – С. 423–428.

138. Сафаргалина, А. Т. Особенности стратегии жизни однолетника *Setaria glauca* / А. Т. Сафаргалина // Естественные и математические науки в современном мире. – 2013. – № 8. – С. 112–116.

139. Сафаргалина, А. Т. Проявления стратегий жизни *Atriplex patula* L. в онтогенезе / А. Т. Сафаргалина, С. А. Хусаинова, А. Р. Ишбирдин // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13, № 5 (2). – С. 112–114.

140. Северцов, А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности / А. С. Северцов // Русский орнитологический журнал. – 2014. – Т. 23. – Экспресс-выпуск 1072. – С. 3659–3673.

141. Северцов, А. С. Направленность эволюции / А. С. Северцов. – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 270, [2] с. : ил.

142. Сейдафаров, Р. А. Липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.) в техногенных условиях поселка Приютово / Р. А. Сейдафаров // Вестник КрасГАУ. – 2013. – № 4 (79). – С. 126–130.

143. Симинел, В. Д. Особенности биологии цветения; опыления и оплодотворения тритикале / В. Д. Симинел, О. С. Кильчевская ; отв. ред. Ф. Г. Кириченко. – Кишинев : Штиинца, 1984. – 152 с. : ил.

144. Синская, Е. Н. Проблема популяций у высших растений. Вып. 2 : О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений / Е. Н. Синская ; ред. М. И. Азбель ; Всесоюзный ин-т растениеводства. – Л. : Сельхозиздат, 1963. – 122, [2] с. : табл.

145. Скрипальщикова, Л. Н. Биоиндикационные показатели стабильности развития насаждений в нарушенных ландшафтах / Л. Н. Скрипальщикова, В. В. Стасова // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 2. – С. 62–72.

146. Скупкин, Д. А. Климатические особенности города Нижний Тагил / Д. А. Скупкин // Проблемы географии Урала и сопредельных территорий : материалы II межрегион. науч.-практ. конф. (г. Челябинск, 20–22 апр. 2006 г.) ; редкол.: В. В. Дерягин (отв. ред.) [и др.]. – Челябинск, 2006 (Челябинск : Челябинский Дом печати). – С. 20–22.

147. Скупкин, Д. А. Месторождения полезных ископаемых на территории города Нижний Тагил / Д. А. Скупкин // Сборник трудов аспирантов и соискателей НТГПИ. – Нижний Тагил : НТГПИ, 2002. – Вып. 3. – С. 65–67.

148. Соколова, Г. Г. Влияние загрязнения воздушной среды на развитие листьев древесных растений в условиях г. Горно-Алтайска / Г. Г. Соколова, А. А. Еремина // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2014. – № 13. – С. 208–213.

149. Станко, Я. Н. Древесные породы и основные пороки древесины : иллюстрированное справочное пособие для работников таможенной службы / Я. Н. Станко, Г. А. Горбачева. – М. : Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2010. – 155 с.

150. Сулейманова, В. Н. Онтогенетические тактики и стратегии выживания *Convallaria majalis* L. в Кировской области / В. Н. Сулейманова, Т. Л. Егошина // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем : материалы XVI Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (г. Киров, 3–5 дек. 2018 г.) ; отв. ред. Т. Я. Ашихмина. – Кн. 2. – Киров : ВятГУ, 2018. – С. 28–32.

151. Сулейманова, Э. Н. Биология, эколого-фитоценоотические и популяционные характеристики *Valeriana wolgensis* Kazak. на Южном Урале : Южно-Уральский государственный природный заповедник : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 / Сулейманова Эльвира Нуритдиновна. – Уфа, 2013. – 16 с.

152. Тейлор, Д. Биология : в 3 т. – Т. 3 / Д. Тейлор, Н. Грин, У. Стаут ; под ред. Р. Сопера ; перев. с англ. Ю. Л. Амченкова [и др.]. – 11-е изд. – М. : Лаборатория знаний, 2019. – 451 с.

153. Тимофеев-Ресовский, Н. В. О полиморфизме / Н. В. Тимофеев-Ресовский // Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюции : тезисы докладов совещания (г. Свердловск 28–31 янв. 1964 г.) ; отв. ред. С. С. Шварц ; Ин-т биологии Уральского филиала Акад. наук СССР. – Свердловск : [б. и.], 1964. – С. 134–135.

154. Титов, С. В. Репродуктивная стратегия как фактор межвидовой гибридизации и изоляции симпатрических видов сусликов / С. В. Титов, А. А. Кузьмин, А. А. Шмыров // Современные проблемы биологической эволюции : материалы конф. (Москва, 17–20 сент. 2007 г.) : к 100-летию Государственного Дарвиновского музея ; ред. : А. С. Рубцов, И. Ю. Самохина. – М. : ГДМ, 2007. – С. 255–257.

155. Титов, С. В. Территориальность наземных беличьих Среднего Поволжья / С. В. Титов // Экология животных и проблемы регионального экологического образования: сб. науч. трудов; отв. ред. Е. В. Лысенков; Мордовский гос. пед. ин-т.– Саранск: [б. и.], 1999. – С. 64–67.

156. Тиходеев, О. Н. Изменчивость и ее формы: дифференциальный подход / О. Н. Тиходеев // Труды Зоологического ин-та РАН. – 2018. – Т. 322, № 2. – С. 185–201.

157. Тиходеев, О. Н. Кризис понятия «мутация» и его разрешение в рамках дифференциальной концепции изменчивости / О. Н. Тиходеев // Успехи современной биологии. – 2014. – Т. 134, № 4. – С. 350–362.

158. Тиходеев, О. Н. Кризис традиционных представлений об изменчивости: на пути к новой парадигме / О. Н. Тиходеев // Экологическая генетика. – 2012. – Т. 10, № 4. – С. 56–65.

159. Тиходеев, О. Н. Эпигенетические и эугенетические процессы / О. Н. Тиходеев // Успехи современной биологии. – 2015. – Т. 135, № 6. – С. 542–553.

160. Трубина, М. Р. Стратегия выживания *Crepis tectorum* L. в условиях хронического атмосферного загрязнения / М. Р. Трубина // Экология. – 2011. – № 2. – С. 102–109.

161. Турмухаметова, Н. В. Особенности морфогенеза побегов и феноритмов *Betula pendula* Roth и *Tilia cordata* Mill. в условиях городской среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Турмухаметова Нина Валерьевна. – Новосибирск, 2005. – 18 с.

162. Тхазаплижева, Л. Х. Стратегии выживания некоторых видов геофитов Кабардино-Балкарской Республики / Л. Х. Тхазаплижева, В. А. Чадаева // Ученые записки Казанского ун-та. Серия: Естественные науки. – 2012. – Т. 154, № 4. – С. 199–205.

163. Тюлькова, Е. Г. Фитоиндикация и лишеномониторинг состояния урболандшафтов города Гомеля и прилегающих территорий / Е. Г. Тюлькова // Ecology and noospherology. – 2016. – Vol. 27, № 3–4. – С. 77–88.

164. Убаева, Р. Ш. Влияние загрязнения воздушного бассейна на морфологическую структуру листа разных видов кленов в условиях г. Грозного / Р. Ш. Убаева, С. Ш. Муцалова // Наука и бизнес: пути развития. – 2013. – № 11 (29). – С. 60–65.

165. Убаева, Р. Ш. Корреляционный анализ морфолого-анатомических признаков листа клена ложноплатанового / Р. Ш. Убаева // Перспективы и темпы научного развития. – 2012. – № 2. – С. 82–86.

166. Уразгильдин, Р. В. Повреждения, адаптации, стратегии древесных видов в условиях техногенеза: структурно-функциональные уровни реализации адаптивного потенциала / Р. В. Уразгильдин, А. Ю. Кулагин // Успехи современной биологии. – 2022. – Т. 142, № 1. – С. 52–69. – DOI 10.31857/S0042132422010082.

167. Уразгильдин, Р. В. Развитие классификации адаптивных стратегий растительности применительно к древесным видам и техногенезу и оценка на ее основе лесообразователей Предуралья / Р. В. Уразгильдин, А. Ю. Кулагин // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2017. – № 4-1. – С. 126–130.

168. Уразгильдин, Р. В. Эколого-биологическая характеристика тополей в условиях загрязнения окружающей среды: на примере Уфимского промышленного центра: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Уразгильдин Руслан Вилисович. – Уфа, 1998. – 172 с.

169. Урал и Приуралье / Отв. ред. И. В. Комар и А. Г. Чикишев. – М.: Наука, 1968. – 461 с.

170. Фазилова, Н. Ф. Индивидуальная изменчивость каштана конского (*Aesculus hippocastanum* L.) в Узбекистане / Н. Ф. Фазилова // Современные проблемы науки и образования. – 2012. – № 2. – С. 384.

171. Федоров, А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений: лист / А. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко; под общ. ред. чл.-корр. АН СССР П. А. Баранова; фот. Е. В. Синельникова; АН СССР. Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 303 с.: ил.

172. Федоров, А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений: стебель и корень / А. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко ; под общ. ред. чл.-корр. АН СССР П. А. Баранова ; фот. М. Б. Журманова ; АН СССР. Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1962. – 352 с. : ил.

173. Федорова, А. И. Онтогенетические стратегии и тактики некоторых доминирующих видов злаков прибрежно-водной растительности Лено-Виллюйского / А. И. Федорова // Естественные и математические науки в современном мире. – 2014. – № 15. – С. 169–177.

174. Федорова, А. И. Популяционно-биологические характеристики ценопопуляций *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern в условиях Виллюйской зоны центральной Якутии / А. И. Федорова // Вестник Тверского гос. ун-та. Серия : Биология и экология. – 2019. – № 4 (56). – С. 73–83. – DOI 10.26456/vtbio121.

175. Фертильность и жизнеспособность пыльцевых зерен *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. (Asteraceae, Magnoliopsida) в градиенте антропогенно трансформированной среды / Т. В. Жуйкова, В. С. Безель, И. Е. Бергман, Э. В. Мелинг, А. В. Кривошеева // Поволжский экологический журнал. – 2019. – № 3. – С. 275–290. – DOI 10.35885/1684-7318-2019-3-275-290.

176. Физико-химические свойства почв : учеб. пособие / Н. П. Физико-химические свойства почв, А. Н. Арефьев, Е. Е. Кузина, В. Н. Эркаев. – Пенза : РИО ПГСХА, 2016. – 222 с.

177. Филипченко, Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения / Ю. А. Филипченко. – М. : Юрайт, 2023. – 239 с.

178. Халиуллин, Д. А. Изменчивость морфологических признаков листа *Valeriana officinalis* L. и *V. Alternifolia* Ledeb. / Д. А. Халиуллин, М. М. Ишмуратова, А. Р. Ишбирдин // Вестник Пермского ун-та. Серия : Биология. – 2021. – № 1. – С. 18–25. – DOI 10.17072/1994-9952-2021-1-18-25.

179. Характеристика антропогенно деградированных почв и микробного комплекса территорий Нижнетагильского промузла / С. Ю. Кайгородова, Т. В. Жуйкова, В. А. Жуйкова, В. С. Безель, И. Б. Ившина // Современные

проблемы загрязнения почв : материалы IV Междунар. науч. конф. (Москва, 27–30 мая 2013 г.) ; под ред. Д. В. Ладонина, Г. В. Мотузовой. – М. : МГУ, 2013. – С. 226–230.

180. Хатаева, Р. У. Количественно-морфологические особенности и уровень изменчивости листьев и годовых побегов трех видов бересклетов в условиях интродукции / Р. У. Хатаева, М. А. Дельмиханова, Р. С. Эржапова // материалы всерос. науч.-практ. конф. студентов, молодых ученых и аспирантов «Наука и молодежь» (г. Грозный, 29–30 нояб. 2018 г.) ; отв. ред. : М. Р. Нахаев. – Грозный : Чеченский гос. ун-т, 2018. – С. 176–181.

181. Хикматуллина, Г. Р. Сравнение морфологических признаков листа *Betula pendula* в условиях урбаноcреды / Г. Р. Хикматуллина // Вестник Удмуртского ун-та. Серия : Биология. Науки о Земле. – Вып. 2. – 2013. – С. 48–56.

182. Хлебова, Л. П. Ритмы суточной митотической активности у березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях Алтайского края / Л. П. Хлебова, О. В. Ерещенко // Известия Алтайского гос. ун-та. – 2014. – № 3-1 (83). – С. 100–104. – DOI 10.14258/izvasu(2014)3.1-18.

183. Чекменева, Ю. В. Изучение индивидуальной изменчивости хвойных интродуцентов для мониторинга в городской среде : дис. ... канд. с.-х. наук : 06.03.01 / Чекменева Юлия Владимировна. – Воронеж, 2011. – 227 с.

184. Чернодубов, А. И. Сосна обыкновенная в островных борах Восточно-Европейской равнины : (история – генетика – экология – география) / А. И. Чернодубов ; Федеральное агентство по образованию, Гос. образовательное учреждение высш. проф. образования Воронежская гос. лесотехническая акад. – Воронеж : Воронежская гос. лесотехническая акад., 2009. – 156 с. : ил., табл.

185. Шадрина, Е. Г. Опыт применения показателей флуктуирующей асимметрии растений и животных для оценки качества среды в наземных экосистемах: результаты 20-летних исследований природных и антропогенно трансформированных территорий / Е. Г. Шадрина, Я. Л. Вольперт // Онтогенез. 2018. – Т. 49, № 1. – С. 27–40. – DOI 10.7868/S0475145018010044.

186. Шакирова, Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф. М. Шакирова ; Рос. акад. наук. Уфим. науч. центр. Ин-т биохимии и генетики, Акад. наук респ. Башкортостан. – Уфа : Гилем, 2001. – 159 с. : ил., табл.

187. Шамигулова, А. С. Особенности биологии и экологии, динамика ценопопуляций *Orchis militaris* L. (*Orchidaceae*) в степной зоне Башкирского Зауралья : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 / Шамигулова Алсу Саматовна. – Уфа, 2012. – 18 с.

188. Шемберг, М. А. Береза каменная : систематика, география, изменчивость / М. А. Шемберг ; отв. ред. И. Ю. Коропачинский; АН СССР, Сиб. отд-ние, Центр. Сиб. ботан. сад. – Новосибирск : Наука : Сиб. отд-ние, 1986. – 174, [1] с. : ил., карт.

189. Шмидт, В. М. О корреляциях. I. Сущность, онтогенетический и филогенетический аспекты явления биологических корреляций / В. М. Шмидт // Вестник Ленинградского ун-та. – 1979. – № 3. – С. 77–85.

190. Эзау, К. Анатомия семенных растений : в 2 кн. – Кн. 2 / К. Эзау ; пер. с англ. А. Е. Васильева [и др.]. – М. : Мир, 1980. – 558 с.

191. Экологическое нормирование антропогенных нагрузок. I. Общие подходы / В. С. Безель, Ф. В. Кряжимский, Л. Ф. Семериков, Н. Г. Смирнов // Экология. – 1993. – № 1. – С. 36–47.

192. Яблоков, А. В. Изменчивость млекопитающих / А. В. Яблоков ; АН СССР. Ин-т морфологии животных им. А. Н. Северцова. – М. : Наука, 1966. – 363 с. : ил.

193. Ярмишко, В. Т. Многолетняя динамика параметров и состояния хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях аэротехногенного загрязнения на Европейском Севере / В. Т. Ярмишко, И. В. Лянгузова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2013. – № 203. – С. 30-46. – EDN RDGNKZ.

194. Adanson, M. Familles des plantes / M. Adanson. – Paris : Vincent, 1763. – Vol. 1–2. – 640 p. – Mode of access:

<https://archive.org/details/mobot31753002833132/page/640/mode/2up> (accessed: 10.11.2021).

195. Baker, A. J. M. Morphological variation between some isolated populations of *Silene maritima* With. in the British Isles with particular reference to inland populations on metalliferous soils / A. J. M. Baker, D. H. Dalby // *New Phytologist*. – 1980. – Vol. 84, № 1. – P. 123–138. – DOI 10.1111/j.1469-8137.1980.tb00755.x.

196. Chaloupecká, Eva. Equivalence of competitor effects and tradeoff between vegetative multiplication and generative reproduction: case study with *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa* / Eva Chaloupecká, Jan Lepš // *Flora*. – 2004. – Vol. 199. – P. 157–167.

197. Darwin, C. On the origin of species by means of natural selection, or, The preservation of favoured races in the struggle for life / C. Darwin. – London : John Murray, 1859. – 510 p. – Mode of access: <https://archive.org/details/onoriginofspec00darw/page/30/mode/2up> (accessed: 10.11.2021).

198. Dobzhansky, T. Heredity, Environment, and Evolution / T. Dobzhansky // *Science*. – 1950. – Vol. 111 (2877). – P. 161–166. – DOI 10.1126/science.111.2877.161

199. Ecotype adaptation and acclimation of leaf traits to rainfall in 29 species of 16-year-old Eucalyptus at two common gardens / C. R. Warren, E. Dreyer, M. Tausz, M. A. Adams // *Functional Ecology*. – 2006. – Vol. 20. – P. 929–940.

200. *Encyclopedia of world climatology* / Ed. by John E. Oliver. – Dordrecht [etc.] : Springer, cop. – 2005. – XX, 854 p.

201. *Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications* / J. H. Graham, S. Raz, H. Hel-Or, E. Nevo // *Symmetry*. – 2010. – Vol. 2. – P. 466–540. – DOI 10.3390/sym2020466.

202. Givnish, T. J. Leaf and canopy adaptations in tropical forests / T. J. Givnish // *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. – 1984. – Vol. 12. – P. 51–84. – DOI 10.1007/978-94-009-7299-5_6.

203. Givnish, T. J. On the adaptive significance of leaf form / T. J. Givnish // O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, and P. H. Raven (Eds.). Topics in Plant Population Biology. – New York : Columbia University Press, 1979. – P. 375–407.

204. Hughes, M. A. The molecular biology of plant acclimation to low temperature / M. A. Hughes, M. A. Dunn // Journal of Experimental Botany. – 1996. – Vol. 47, № 296. – P. 291–305.

205. Ishikama, M. Comparison of viability tests for assessing cross-adaptation to freezing, heat and salt stresses induced by abscisic acid in bromegrass (*Bromus inermis* Leyss) suspension cultured cells / M. Ishikama, A. J. Robertson, L. V. Gusta // Plant Science. – 1995. – Vol. 107. – P. 83–93.

206. Kosiba, P. Variability of morphometric leaf traits in small-leaved linden (*Tilia cordata* Mili.) under the influence of air pollution / P. Kosiba // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. – 2008. – Vol. 77. – P. 125–137. – DOI 10.5586/asbp.2008.017.

207. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses / D. Ackerly, C. Knight, S. Weiss, K. Barton, K. Starmer // Oecologia. – 2002. – Vol. 130, № 3. – P. 449–457. – DOI 10.1007/s004420100805.

208. Leary, P. F. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: Implications for conservation biology / R. F. Leary, F. W. Allendorf // Trends in ecology & evolution. – 1989. – Vol. 4, № 7. – P. 214–217. – DOI 10.1016/0169-5347(89)90077-3.

209. Leghari, S. K. Effect of air pollution on the leaf morphology of common plant species of Quetta city / S. K. Leghari, M. A. Zaidi // Pakistan Journal of Botany. – 2013. – Vol. 45. – P. 447–454.

210. Li, Y.-Q. Leaf morphological traits: ecological function, geographic distribution and drivers / Y.-Q. Li, Z.-H. Wang // Chinese Journal of Plant Ecology. – 2021. – Vol. 45, Iss. 10. – P. 1154–1172. – DOI 10.17521/cjpe.2020.0405.

211. Life history variation in the heavy metal tolerant plant *Thlaspi caerulescens* growing in a network of contaminated and noncontaminated sites in southern France: role of gene flow, selection and phenotypic plasticity / G. Jimenez-

Ambriz, C. Petit, I. Bourrie, S. Dubois, I. Olivieri, O. Ronce // *New Phytologist*. – 2007. – Vol. 173, № 1. – P. 199–215. – DOI 10.1111/j.1469-8137.2006.01923.x.

212. Mayr, E. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist* / E. Mayr. – New York : Columbia University Press, 1942. – 334 p.

213. Modulation of D1 protein turnover under cadmium and heat stress monitored by [³⁵S] methionine incorporation / E. Franco, S. Alessandrelli, J. Masojídek, A. Margonelli, M. T. Giardi // *Plant Science*. – 1999. – Vol. 144. – P. 53–61. – DOI 10.1016/s0168-9452(99)00040-0.

214. Munn, R. E. *Global Environmental Monitoring System (GEMS)* / R. E. Munn. – SCOPE, Report 3. – Toronto : ICSU-SCOPE, 1973. – 130 p.

215. Schmitt, U. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland / U. Schmitt, R. Jalkanen, D. Eckstein // *Silva Fennica*. – 2004. – Vol. 38, № 2. – P. 167–178. – DOI 10.14214/sf.426.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1 – Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения морфологических признаков листа *B. pendula* 2016 г. на основании отношения асимметрии к своей ошибке (t_{As}) и эксцесса к ошибке (t_{Ex})

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Длина 1-й боковой жилки (L)	1,58	2,46	H_0	3,00	1,48	H_a	-0,57	-1,10	H_0	2,86	3,57	H_a	-0,11	0,10	H_0
Длина 1-й боковой жилки (P)	1,92	1,78	H_0	2,53	-0,10	H_0	-1,14	0,67	H_0	0,73	0,88	H_0	-0,48	-0,14	H_0
Длина 2-й боковой жилки (L)	0,83	1,36	H_0	2,90	1,08	H_0	-0,58	-0,86	H_0	3,21	3,87	H_a	-0,38	1,01	H_0
Длина 2-й боковой жилки (P)	0,89	0,61	H_0	-1,66	6,46	H_a	-0,24	-0,37	H_0	1,64	0,97	H_0	0,36	0,65	H_0
Длина 3-й боковой жилки (L)	0,33	0,71	H_0	2,02	-0,24	H_0	0,68	-0,82	H_0	2,53	0,71	H_0	-0,36	0,00	H_0
Длина 3-й боковой жилки (P)	0,21	0,93	H_0	3,03	1,66	H_a	1,27	-1,23	H_0	1,52	0,43	H_0	0,13	-0,58	H_0
Длина 4-й боковой жилки (L)	2,27	3,92	H_a	1,46	0,03	H_0	1,46	-0,72	H_0	2,64	-0,13	H_0	0,22	-0,09	H_0
Длина 4-й боковой жилки (P)	0,35	1,21	H_0	3,24	2,30	H_a	1,02	-0,53	H_0	2,60	-0,03	H_0	0,33	-0,89	H_0
Длина 5-й боковой жилки (L)	3,63	5,76	H_a	1,32	-0,61	H_0	0,97	-0,46	H_0	3,35	0,59	H_a	-0,23	-0,18	H_0
Длина 5-й боковой жилки (P)	1,37	2,78	H_0	3,78	3,73	H_a	1,34	-1,18	H_0	3,10	0,50	H_a	1,01	-1,00	H_0
Расстояние между концами 1 и 2-й боковых жилок (L)	0,53	2,14	H_0	3,29	3,72	H_a	1,17	0,67	H_0	4,01	6,43	H_a	2,49	2,23	H_0
Расстояние между концами 1 и 2-й боковых жилок (P)	2,33	2,94	H_0	0,80	-0,08	H_0	-0,21	1,00	H_0	1,76	1,31	H_0	2,95	3,56	H_a
Расстояние между концами 2 и 3-й боковых жилок (L)	0,38	-0,42	H_0	1,07	0,99	H_0	0,40	0,03	H_0	3,03	3,23	H_a	4,87	6,54	H_a
Расстояние между концами 2 и 3-й боковых жилок (P)	1,20	-0,62	H_0	1,95	0,97	H_0	0,84	-1,04	H_0	1,43	2,15	H_0	6,41	11,30	H_a
Расстояние между концами 3 и 4-й боковых жилок (L)	-0,68	-0,20	H_0	1,38	1,93	H_0	0,24	-0,75	H_0	2,32	1,72	H_0	4,78	7,85	H_a
Расстояние между концами 3 и 4-й боковых жилок (P)	-1,47	0,23	H_0	2,43	2,57	H_0	-6,33	13,48	H_a	1,93	1,04	H_0	2,98	1,26	H_0
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок (L)	1,29	0,22	H_0	1,70	-0,08	H_0	-0,84	-0,39	H_0	3,50	2,54	H_a	2,81	2,77	H_0

Продолжение Таблицы 1

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок (P)	0,20	-0,01	H_0	2,53	2,69	H_0	0,17	0,11	H_0	3,20	0,65	H_a	2,83	2,51	H_0
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок (L)	0,78	-0,72	H_0	4,45	3,41	H_a	8,30	12,90	H_a	0,77	-0,07	H_0	-0,11	0,23	H_0
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок (P)	2,00	1,43	H_0	2,85	1,10	H_0	6,89	7,89	H_a	2,16	0,14	H_0	0,37	-0,28	H_0
Расстояние между основаниями 2 и 3-й боковых жилок (L)	3,31	4,15	H_a	2,29	0,45	H_0	2,02	-0,64	H_0	1,68	0,88	H_0	2,46	2,29	H_0
Расстояние между основаниями 2 и 3-й боковых жилок (P)	1,84	0,68	H_0	3,36	0,68	H_a	1,77	0,05	H_0	1,40	-0,03	H_0	1,32	1,51	H_0
Расстояние между основаниями 3 и 4-й боковых жилок (L)	1,87	1,00	H_0	2,74	-0,62	H_0	2,44	0,02	H_0	1,04	0,20	H_0	2,80	4,67	H_a
Расстояние между основаниями 3 и 4-й боковых жилок (P)	0,34	0,18	H_0	3,09	1,64	H_a	0,00	-1,04	H_0	2,04	2,87	H_0	1,32	2,63	H_0
Расстояние между основаниями 4 и 5-й боковых жилок (L)	1,06	-0,13	H_0	1,21	-0,95	H_0	-1,63	1,11	H_0	4,24	4,76	H_a	3,45	5,00	H_a
Расстояние между основаниями 4 и 5-й боковых жилок (P)	-0,05	1,77	H_0	2,97	0,80	H_0	-1,34	1,24	H_0	2,89	2,03	H_0	1,94	2,75	H_0
Длина ЛП	-0,39	-0,07	H_0	3,43	1,10	H_a	0,70	0,15	H_0	2,69	1,36	H_a	1,99	2,49	H_0
Ширина ЛП	1,84	3,24	H_a	2,88	2,39	H_0	-0,06	-0,82	H_0	2,09	0,89	H_0	-0,55	0,06	H_0
Длина черешка	0,27	-0,42	H_0	1,48	0,31	H_0	0,25	0,42	H_0	0,28	0,84	H_0	3,12	2,26	H_a
Расстояние от кончика ЛП до самого широкого места	-0,66	-1,31	H_0	2,73	0,84	H_0	0,71	2,36	H_0	2,67	0,76	H_0	4,46	6,03	H_a
Ширина половины ЛП (L)	1,46	1,55	H_0	2,36	0,07	H_0	0,30	-0,11	H_0	2,32	2,69	H_0	1,47	5,21	H_a

Продолжение Таблицы 1

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Ширина половины ЛП (Р)	4,35	7,19	H_a	1,73	1,53	H_0	-0,24	-0,05	H_0	2,10	0,98	H_0	8,09	20,62	H_a
Угол между главной и 1-й от основания ЛП БЖ (L)	0,33	-0,16	H_0	0,57	0,03	H_0	-1,08	0,65	H_0	1,69	0,83	H_0	0,70	0,07	H_0
Угол между главной и 1-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,28	1,17	H_0	1,28	-0,39	H_0	-0,98	0,62	H_0	0,79	-0,60	H_0	1,64	1,83	H_0
Угол между главной и 2-й от основания ЛП БЖ (L)	1,18	0,76	H_0	-0,02	-0,85	H_0	0,14	-0,87	H_0	0,90	2,75	H_0	-0,30	0,25	H_0
Угол между главной и 2-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,48	-0,08	H_0	-1,20	0,67	H_0	0,36	0,20	H_0	1,63	0,31	H_0	2,07	2,85	H_0
Угол между главной и 3-й от основания ЛП БЖ (L)	2,63	1,26	H_0	0,06	-0,85	H_0	-0,73	-1,20	H_0	0,31	-0,60	H_0	0,93	2,19	H_0
Угол между главной и 3-й от основания ЛП БЖ (Р)	2,80	1,86	H_0	1,55	1,92	H_0	0,00	-1,54	H_0	0,79	-0,81	H_0	0,08	0,87	H_0
Угол между главной и 4-й от основания ЛП БЖ (L)	0,10	0,60	H_0	-0,53	0,89	H_0	0,28	-0,35	H_0	-0,48	0,17	H_0	-1,89	0,80	H_0
Угол между главной и 4-й от основания ЛП БЖ (Р)	2,19	0,32	H_0	-0,68	-0,71	H_0	0,19	0,63	H_0	-0,03	0,62	H_0	0,53	0,23	H_0
Угол между главной и 5-й от основания ЛП БЖ (L)	0,19	2,84	H_0	0,51	0,88	H_0	1,81	1,17	H_0	-0,14	1,64	H_0	-0,44	0,11	H_0
Угол между главной и 5-й от основания ЛП БЖ (Р)	1,77	0,46	H_0	0,98	-0,60	H_0	0,57	1,73	H_0	-1,43	-0,18	H_0	-0,28	-0,93	H_0
Расстояние от самой широкой части до основания ЛП	1,47	0,73	H_0	3,13	1,05	H_a	4,57	6,51	H_a	1,23	0,32	H_0	1,86	0,70	H_0
ИФ	2,37	0,90	H_0	3,21	1,65	H_a	1,50	2,02	H_0	1,98	-0,26	H_0	9,24	14,69	H_a
ИЛП	0,07	0,37	H_0	2,60	0,94	H_0	-1,10	-1,52	H_0	4,44	3,89	H_a	2,41	1,56	H_0
ИЛ	3,45	1,76	H_0	9,03	17,47	H_a	4,47	3,28	H_a	7,15	7,86	H_a	2,41	1,49	H_0
ИВВ	-1,43	-0,03	H_0	-0,89	-0,65	H_0	-0,51	-0,99	H_0	-1,42	-0,64	H_0	-1,82	0,93	H_0

Примечание – L – левая сторона, Р – правая сторона листовой пластинки. H_0 (H_a) – случайная величина X распределена нормально (отклоняется от нормального распределения).

Таблица 2 – Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения морфологических признаков листа *B. pendula* 2017 г. на основании отношения асимметрии к своей ошибке (t_{As}) и эксцесса к ошибке (t_{Ex})

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Длина 1-й боковой жилки (L)	1,24	-0,75	H_0	1,27	-0,06	H_0	-0,09	0,32	H_0	0,13	-0,73	H_a	0,13	-0,77	H_0
Длина 1-й боковой жилки (P)	1,68	0,23	H_0	0,69	-0,49	H_0	-0,29	0,21	H_0	0,55	0,06	H_0	0,21	0,37	H_0
Длина 2-й боковой жилки (L)	-0,39	0,57	H_0	1,07	0,72	H_0	-0,10	-0,33	H_0	0,48	-0,94	H_0	0,49	-0,46	H_0
Длина 2-й боковой жилки (P)	0,02	0,89	H_0	1,56	0,56	H_0	-0,30	-0,18	H_0	0,68	-0,78	H_0	0,38	0,29	H_0
Длина 3-й боковой жилки (L)	-0,19	1,19	H_0	1,76	1,02	H_0	0,62	0,32	H_0	1,33	0,81	H_0	0,16	-0,37	H_0
Длина 3-й боковой жилки (P)	-0,83	1,12	H_0	0,71	1,42	H_0	-0,41	-0,06	H_0	0,31	-0,24	H_0	1,43	0,17	H_0
Длина 4-й боковой жилки (L)	0,56	0,69	H_0	1,68	-0,07	H_0	0,70	-0,41	H_0	1,77	0,68	H_0	-0,57	-0,78	H_0
Длина 4-й боковой жилки (P)	-0,64	0,20	H_0	1,53	0,84	H_0	-0,19	-1,16	H_0	0,50	-0,22	H_0	0,64	-0,51	H_0
Длина 5-й боковой жилки (L)	0,79	0,29	H_0	1,69	-0,79	H_0	1,71	0,16	H_0	1,62	0,27	H_0	-0,73	-0,76	H_0
Длина 5-й боковой жилки (P)	0,60	-0,50	H_0	1,34	-0,35	H_0	1,36	0,21	H_0	1,32	0,83	H_0	0,89	-0,73	H_0
Расстояние между концами 1 и 2-й боковых жилок (L)	0,50	-0,24	H_0	0,88	-0,83	H_0	1,52	-0,31	H_0	0,10	-0,63	H_0	0,81	-0,72	H_0
Расстояние между концами 1 и 2-й боковых жилок (P)	0,44	-0,58	H_0	2,32	0,90	H_0	-0,08	-1,15	H_0	1,80	1,53	H_0	-0,24	1,22	H_0
Расстояние между концами 2 и 3-й боковых жилок (L)	-1,19	0,28	H_0	2,35	1,18	H_0	-0,16	-1,14	H_0	1,33	0,08	H_0	-0,72	0,02	H_0
Расстояние между концами 2 и 3-й боковых жилок (P)	0,65	-0,45	H_0	0,68	-0,12	H_0	-0,82	-0,44	H_0	1,43	-0,60	H_0	2,87	2,92	H_0
Расстояние между концами 3 и 4-й боковых жилок (L)	-0,29	0,56	H_0	2,16	-0,11	H_0	0,01	-1,20	H_0	1,57	1,45	H_0	-0,13	-0,91	H_0
Расстояние между концами 3 и 4-й боковых жилок (P)	-1,21	-0,57	H_0	2,46	3,06	H_a	0,27	-1,08	H_0	0,97	-1,38	H_0	-0,07	-1,03	H_0
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок (L)	-0,81	-0,17	H_0	-0,08	-0,93	H_0	-0,50	-0,24	H_0	3,94	5,76	H_a	0,66	-0,46	H_0
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок (P)	-1,13	0,52	H_0	2,53	3,39	H_a	0,16	-0,99	H_0	2,72	4,50	H_a	1,24	-0,36	H_0

Продолжение таблицы 2

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок (L)	1,75	0,10	H_0	0,01	0,58	H_0	-0,98	-1,33	H_0	0,95	0,05	H_0	0,31	-0,66	H_0
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок (P)	0,79	-0,13	H_0	-0,25	-0,26	H_0	2,27	4,27	H_a	0,50	-0,95	H_0	4,34	8,23	H_a
Расстояние между основаниями 2 и 3-й боковых жилок (L)	0,61	0,64	H_0	1,83	2,14	H_0	-0,10	-1,14	H_0	1,27	-0,15	H_0	0,93	-0,08	H_0
Расстояние между основаниями 2 и 3-й боковых жилок (P)	-0,05	0,00	H_0	0,55	1,79	H_0	-0,23	-0,35	H_0	1,63	-0,35	H_0	2,19	3,81	H_a
Расстояние между основаниями 3 и 4-й боковых жилок (L)	-0,92	0,16	H_0	1,72	0,15	H_0	1,43	1,06	H_0	2,37	0,93	H_0	3,10	1,61	H_a
Расстояние между основаниями 3 и 4-й боковых жилок (P)	-0,14	1,23	H_0	2,98	2,76	H_0	0,26	0,08	H_0	1,44	-0,01	H_0	4,40	7,09	H_a
Расстояние между основаниями 4 и 5-й боковых жилок (L)	-1,62	0,57	H_0	1,18	1,26	H_0	-0,49	0,16	H_0	2,85	3,28	H_a	1,95	0,79	H_0
Расстояние между основаниями 4 и 5-й боковых жилок (P)	-1,79	0,21	H_0	0,41	1,75	H_0	0,11	0,58	H_0	0,91	-0,78	H_0	1,13	0,45	H_0
Длина ЛП	0,10	0,24	H_0	0,00	-0,29	H_0	0,31	1,34	H_0	1,74	0,39	H_0	0,53	-0,35	H_0
Ширина ЛП	0,21	-0,93	H_0	2,78	1,39	H_0	-0,26	-0,47	H_0	1,12	0,02	H_0	0,41	0,19	H_0
Длина черешка	1,92	0,01	H_0	10,03	26,22	H_0	0,00	0,00	H_0	-0,34	-0,73	H_0	-0,42	-1,13	H_0
Расстояние от кончика ЛП до самого широкого места	-1,04	-0,54	H_0	-0,89	0,99	H_0	-0,17	-0,30	H_0	1,90	0,86	H_0	0,31	-0,61	H_0
Ширина половины ЛП (L)	-0,20	-1,20	H_0	2,95	1,39	H_0	0,09	-0,51	H_0	0,89	-0,73	H_0	0,38	-0,26	H_0

Продолжение таблицы 2

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Ширина половины ЛП (Р)	0,75	-0,60	H_0	1,95	1,08	H_0	-0,44	-0,20	H_0	1,55	1,13	H_0	0,14	0,13	H_0
Угол между главной и 1-й от основания ЛП БЖ (L)	0,58	1,68	H_0	1,08	-0,38	H_0	-0,25	-0,43	H_0	1,43	-0,51	H_0	2,21	0,98	H_0
Угол между главной и 1-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,12	-0,92	H_0	0,63	-1,07	H_0	-0,13	-0,58	H_0	2,09	-0,12	H_0	1,23	-0,01	H_0
Угол между главной и 2-й от основания ЛП БЖ (L)	1,93	1,83	H_0	-0,33	-0,57	H_0	-0,66	-0,49	H_0	1,58	-1,03	H_0	0,73	0,33	H_0
Угол между главной и 2-й от основания ЛП БЖ (Р)	1,23	-0,67	H_0	-0,54	0,25	H_0	2,06	-0,16	H_0	0,05	-1,67	H_0	0,20	-1,20	H_0
Угол между главной и 3-й от основания ЛП БЖ (L)	-0,71	-0,01	H_0	-1,00	-0,49	H_0	0,80	0,76	H_0	-0,11	-0,66	H_0	-0,35	0,35	H_0
Угол между главной и 3-й от основания ЛП БЖ (Р)	-0,29	-1,13	H_0	-0,26	0,40	H_0	0,34	-0,50	H_0	0,59	-1,34	H_0	-0,77	-0,56	H_0
Угол между главной и 4-й от основания ЛП БЖ (L)	-1,22	-0,95	H_0	-1,30	-0,54	H_0	-0,35	-1,27	H_0	-1,51	-0,12	H_0	-0,56	-0,11	H_0
Угол между главной и 4-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,80	0,81	H_0	-1,00	0,05	H_0	1,64	0,40	H_0	1,77	0,74	H_0	0,98	-0,01	H_0
Угол между главной и 5-й от основания ЛП БЖ (L)	-0,69	-0,89	H_0	0,79	1,39	H_0	0,12	-0,77	H_0	-0,67	-0,54	H_0	-0,83	1,97	H_0
Угол между главной и 5-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,01	-0,65	H_0	0,27	0,07	H_0	-0,61	-1,49	H_0	0,68	-0,87	H_0	1,65	0,91	H_0
Расстояние от самой широкой части до основания ЛП	2,01	0,38	H_0	6,70	8,10	H_a	1,08	-0,63	H_0	3,17	3,34	H_a	1,37	1,56	H_0
ИФ	4,67	6,21	H_a	2,30	2,80	H_0	4,37	3,20	H_a	0,01	-0,31	H_0	6,32	11,20	H_a
ИЛП	0,44	-0,53	H_0	2,36	0,38	H_0	1,14	-1,09	H_0	-0,43	-0,55	H_0	-0,66	-0,79	H_0
ИЛ	0,64	0,43	H_0	-0,39	8,42	H_a	5,07	4,72	H_a	6,26	8,12	H_a	3,42	2,92	H_a
ИВВ	-0,01	1,15	H_0	-3,99	6,18	H_a	0,64	0,17	H_0	-3,51	2,38	H_a	0,20	0,0	H_0

Примечание – L – левая сторона, Р – правая сторона листовой пластинки. H_0 (H_a) – случайная величина X распределена нормально (отклоняется от нормального распределения).

Таблица 3 – Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения морфологических признаков листа *B. pendula* 2018 г. на основании отношения асимметрии к своей ошибке (t_{As}) и эксцесса к ошибке (t_{Ex})

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Длина 1-й боковой жилки (L)	2,09	-0,30	H_0	-1,23	0,46	H_0	1,26	0,79	H_0	0,26	-0,01	H_0	-0,12	-1,20	H_0
Длина 1-й боковой жилки (P)	1,64	-1,10	H_0	-1,28	0,78	H_0	-0,29	1,32	H_0	-1,17	-0,14	H_0	2,06	0,37	H_0
Длина 2-й боковой жилки (L)	0,93	-0,40	H_0	-0,02	-0,48	H_0	1,11	-0,31	H_0	0,56	-0,32	H_0	-0,73	-0,98	H_0
Длина 2-й боковой жилки (P)	0,90	-1,07	H_0	-0,45	-0,60	H_0	0,64	-0,61	H_0	0,05	-0,91	H_0	0,07	-0,80	H_0
Длина 3-й боковой жилки (L)	-0,71	-0,13	H_0	0,78	-0,26	H_0	0,41	-0,62	H_0	0,57	-0,24	H_0	-0,17	-0,50	H_0
Длина 3-й боковой жилки (P)	0,32	0,20	H_0	0,38	-0,42	H_0	-0,18	-0,63	H_0	0,20	-0,60	H_0	-0,31	-0,19	H_0
Длина 4-й боковой жилки (L)	-0,77	0,02	H_0	-0,14	-1,27	H_0	1,15	-0,76	H_0	0,76	-0,18	H_0	0,07	-0,13	H_0
Длина 4-й боковой жилки (P)	0,30	0,10	H_0	0,25	-0,54	H_0	0,13	-1,05	H_0	0,83	-0,53	H_0	0,73	0,46	H_0
Длина 5-й боковой жилки (L)	0,10	-0,39	H_0	0,24	-1,38	H_0	1,97	-0,65	H_0	0,97	-0,22	H_0	0,78	-0,90	H_0
Длина 5-й боковой жилки (P)	0,85	0,57	H_0	0,90	0,03	H_0	1,22	-1,20	H_0	1,20	-0,44	H_0	1,19	-0,08	H_0
Расстояние между концами 1 и 2-й боковых жилок (L)	2,26	1,21	H_0	0,85	-1,19	H_0	0,44	0,37	H_0	1,87	0,27	H_0	1,48	0,93	H_0
Расстояние между концами 1 и 2-й боковых жилок (P)	2,13	0,35	H_0	0,40	-0,37	H_0	0,30	0,24	H_0	0,91	-1,04	H_0	2,58	0,90	H_0
Расстояние между концами 2 и 3-й боковых жилок (L)	0,44	1,05	H_0	0,80	-1,19	H_0	1,59	1,55	H_0	-0,64	-0,88	H_0	1,29	0,14	H_0
Расстояние между концами 2 и 3-й боковых жилок (P)	0,18	0,04	H_0	1,56	1,89	H_0	-0,53	-1,11	H_0	0,22	0,44	H_0	2,39	1,64	H_0
Расстояние между концами 3 и 4-й боковых жилок (L)	-1,17	-0,89	H_0	1,73	-0,29	H_0	-0,66	0,39	H_0	1,17	1,27	H_0	0,44	-0,32	H_0
Расстояние между концами 3 и 4-й боковых жилок (P)	0,47	-0,54	H_0	1,21	1,89	H_0	1,47	0,36	H_0	0,19	-0,70	H_0	0,81	-0,33	H_0
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок (L)	0,57	-0,10	H_0	3,16	4,66	H_a	0,83	-0,81	H_0	0,82	0,00	H_0	1,28	-0,47	H_0
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок (P)	-0,74	-0,71	H_0	-0,02	0,12	H_0	-0,43	-0,94	H_0	0,67	0,16	H_0	3,66	5,43	H_a

Продолжение таблицы 3

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жил (L)	1,84	-0,14	H_0	-0,52	-0,19	H_0	0,27	-1,17	H_0	0,32	-1,35	H_0	-0,46	0,02	H_0
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жил (P)	2,28	1,66	H_0	0,73	0,01	H_0	0,33	-0,44	H_0	0,09	-0,64	H_0	1,33	0,97	H_0
Расстояние между основаниями 2 и 3-й боковых жил (L)	2,66	0,29	H_0	-0,92	0,57	H_0	-0,19	0,35	H_0	1,04	-1,14	H_0	0,33	-0,35	H_0
Расстояние между основаниями 2 и 3-й боковых жил (P)	1,80	-1,06	H_0	0,58	-0,50	H_0	1,32	1,14	H_0	-0,68	-0,45	H_0	0,63	-1,33	H_0
Расстояние между основаниями 3 и 4-й боковых жил (L)	1,04	-1,47	H_0	-0,45	-1,07	H_0	1,60	0,48	H_0	0,44	0,54	H_0	0,32	-0,32	H_0
Расстояние между основаниями 3 и 4-й боковых жил (P)	0,86	-1,90	H_0	0,61	-0,17	H_0	0,09	-0,36	H_0	1,55	-0,01	H_0	2,68	1,71	H_0
Расстояние между основаниями 4 и 5-й боковых жил (L)	0,31	0,39	H_0	1,34	-0,45	H_0	2,89	6,12	H_0	1,00	0,33	H_0	-0,84	-0,16	H_0
Расстояние между основаниями 4 и 5-й боковых жил (P)	-0,06	0,13	H_0	0,99	2,61	H_0	1,45	0,64	H_0	0,57	-0,88	H_0	-0,39	-0,56	H_0
Длина ЛП	0,34	-0,86	H_0	-0,49	-0,57	H_0	-0,16	-0,29	H_0	0,54	-1,14	H_0	-0,85	-0,46	H_0
Ширина ЛП	0,59	-0,46	H_0	0,06	-0,99	H_0	0,59	-0,37	H_0	-0,50	-0,60	H_0	0,91	-1,52	H_0
Длина черешка	3,09	0,87	H_0	0,28	-1,43	H_0	0,75	-0,05	H_0	-0,27	-0,88	H_0	0,29	-0,26	H_0
Расстояние от кончика ЛП до самого широкого места	-1,09	0,25	H_0	0,26	-1,73	H_0	-0,42	-0,85	H_0	0,40	-1,25	H_0	-0,05	-0,68	H_0
Ширина половины ЛП (L)	0,93	0,20	H_0	-0,16	-0,95	H_0	0,29	-0,29	H_0	0,01	-0,49	H_0	0,41	-1,82	H_0

Продолжение таблицы 3

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Ширина половины ЛП (Р)	0,74	-0,87	H_0	0,52	-0,96	H_0	0,84	-0,70	H_0	-0,55	-0,81	H_0	1,30	-0,97	H_0
Угол между главной и 1-й от основания ЛП БЖ (L)	2,71	1,17	H_0	0,28	-0,27	H_0	1,72	0,34	H_0	-0,46	0,39	H_0	0,60	0,42	H_0
Угол между главной и 1-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,31	0,15	H_0	-0,26	-0,91	H_0	2,60	1,82	H_0	1,73	0,10	H_0	2,81	3,06	H_a
Угол между главной и 2-й от основания ЛП БЖ (L)	2,19	1,25	H_0	-1,83	1,63	H_0	3,38	2,35	H_a	-0,52	-0,17	H_0	0,02	-1,04	H_0
Угол между главной и 2-й от основания ЛП БЖ (Р)	1,57	0,88	H_0	-0,36	0,32	H_0	2,65	2,16	H_0	3,89	6,38	H_a	1,64	0,36	H_0
Угол между главной и 3-й от основания ЛП БЖ (L)	2,36	1,03	H_0	-0,39	-1,73	H_0	1,07	0,65	H_0	0,37	-0,43	H_0	0,79	-1,40	H_0
Угол между главной и 3-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,74	1,52	H_0	-0,56	-1,20	H_0	0,66	0,34	H_0	2,73	2,86	H_0	-0,07	-0,45	H_0
Угол между главной и 4-й от основания ЛП БЖ (L)	3,79	3,68	H_a	0,26	-1,36	H_0	-1,07	0,40	H_0	1,08	1,23	H_0	0,81	-0,29	H_0
Угол между главной и 4-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,07	1,54	H_0	0,42	0,48	H_0	1,02	-0,86	H_0	0,74	-0,01	H_0	1,35	0,30	H_0
Угол между главной и 5-й от основания ЛП БЖ (L)	2,01	1,38	H_0	1,35	-0,14	H_0	0,10	-1,31	H_0	1,09	-0,59	H_0	-0,63	2,14	H_0
Угол между главной и 5-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,93	-0,84	H_0	1,72	2,11	H_0	0,89	-0,47	H_0	2,36	6,56	H_a	0,99	-0,48	H_0
Расстояние от самой широкой части до основания ЛП	1,88	-0,87	H_0	7,41	9,93	H_a	-0,31	0,10	H_0	0,76	-2,15	H_0	0,30	0,13	H_0
ИФ	4,45	7,90	H_a	-0,97	0,25	H_0	4,87	6,78	H_a	0,80	-1,58	H_0	5,03	4,40	H_a
ИЛП	1,48	0,85	H_0	2,47	0,85	H_0	0,90	-0,54	H_0	1,82	-0,29	H_0	-1,30	0,11	H_0
ИЛ	3,19	0,98	H_a	2,71	0,72	H_0	3,50	4,08	H_a	5,11	5,24	H_a	3,57	2,71	H_a
ИВВ	-0,56	-0,19	H_0	-0,74	-1,29	H_0	-0,97	-0,51	H_0	-1,00	-1,22	H_0	0,27	-0,23	H_0

Примечание – L – левая сторона, Р – правая сторона листовой пластинки. H_0 (H_a) – случайная величина X распределена нормально (отклоняется от нормального распределения).

Таблица 4 – Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения морфологических признаков листа *B. pendula* 2019 г. на основании отношения асимметрии к своей ошибке (t_{As}) и эксцесса к ошибке (t_{Ex})

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Длина 1-й боковой жилки (L)	0,01	0,13	H_0	1,09	-0,23	H_0	-0,66	-0,67	H_0	1,37	1,44	H_0	0,15	-0,90	H_0
Длина 1-й боковой жилки (P)	-1,10	-0,01	H_0	0,47	-0,97	H_0	1,27	0,05	H_0	-0,97	3,77	H_a	0,05	-0,80	H_0
Длина 2-й боковой жилки (L)	1,17	-0,01	H_0	1,59	-0,64	H_0	0,11	-0,37	H_0	1,07	0,32	H_0	0,48	-1,69	H_0
Длина 2-й боковой жилки (P)	0,30	0,55	H_0	0,74	-1,30	H_0	0,36	-0,31	H_0	2,46	0,67	H_0	0,25	-0,93	H_0
Длина 3-й боковой жилки (L)	1,11	-0,62	H_0	1,03	-0,48	H_0	1,69	-0,65	H_0	0,45	-0,32	H_0	-1,56	1,90	H_0
Длина 3-й боковой жилки (P)	0,85	-1,15	H_0	-2,79	4,70	H_a	-4,39	9,44	H_a	0,87	-0,13	H_0	-0,33	-0,86	H_0
Длина 4-й боковой жилки (L)	0,79	-0,58	H_0	0,18	0,20	H_0	1,21	-0,35	H_0	0,07	-1,31	H_0	-0,57	-0,96	H_0
Длина 4-й боковой жилки (P)	0,29	-0,76	H_0	0,14	-0,79	H_0	0,63	-0,49	H_0	0,62	0,36	H_0	-0,60	-1,07	H_0
Длина 5-й боковой жилки (L)	1,30	-0,29	H_0	-0,25	0,10	H_0	0,43	-0,88	H_0	1,14	-0,51	H_0	-0,57	-0,94	H_0
Длина 5-й боковой жилки (P)	0,44	-1,16	H_0	0,37	-1,04	H_0	1,79	0,71	H_0	1,90	1,91	H_0	-1,94	1,33	H_0
Расстояние между концами 1 и 2-й боковых жилок (L)	0,86	-0,71	H_0	1,00	-0,88	H_0	-1,30	0,09	H_0	-0,20	-0,28	H_0	2,51	1,70	H_0
Расстояние между концами 1 и 2-й боковых жилок (P)	0,06	-0,77	H_0	1,45	-0,37	H_0	0,38	0,39	H_0	1,87	0,38	H_0	1,36	0,69	H_0
Расстояние между концами 2 и 3-й боковых жилок (L)	1,01	0,30	H_0	1,33	-0,72	H_0	1,10	-0,49	H_0	0,89	-0,85	H_0	1,12	0,31	H_0
Расстояние между концами 2 и 3-й боковых жилок (P)	-1,05	2,30	H_0	1,09	-0,78	H_0	1,52	4,50	H_0	-0,85	0,91	H_0	0,84	-0,75	H_0
Расстояние между концами 3 и 4-й боковых жилок (L)	1,75	1,30	H_0	0,84	-1,04	H_0	0,30	-0,34	H_0	1,39	-0,34	H_0	3,37	4,07	H_a
Расстояние между концами 3 и 4-й боковых жилок (P)	-3,93	8,46	H_a	0,31	1,21	H_0	-0,47	-0,60	H_0	0,82	-0,75	H_0	1,06	0,18	H_0
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок (L)	0,97	0,31	H_0	0,83	0,30	H_0	-0,70	-0,28	H_0	0,36	0,27	H_0	0,98	0,03	H_0

Продолжение таблицы 4

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Расстояние между концами 4 и 5-й боковых жилок (P)	-0,87	-0,75	H_0	0,50	-0,83	H_0	2,52	2,34	H_0	1,47	3,24	H_a	1,16	-0,56	H_0
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок (L)	-1,12	0,75	H_0	0,07	-0,19	H_0	0,34	-0,37	H_0	1,44	1,51	H_0	-0,20	0,70	H_0
Расстояние между основаниями 1 и 2-й боковых жилок (P)	-0,54	-0,32	H_0	2,25	1,23	H_0	1,14	0,43	H_0	-0,14	-0,52	H_0	-0,53	-0,54	H_0
Расстояние между основаниями 2 и 3-й боковых жилок (L)	0,85	0,60	H_0	1,64	-0,16	H_0	0,21	-0,92	H_0	-0,22	0,77	H_0	0,00	-0,31	H_0
Расстояние между основаниями 2 и 3-й боковых жилок (P)	1,18	-0,12	H_0	3,53	5,32	H_a	-0,38	-1,04	H_0	-0,48	-0,01	H_0	-1,25	0,88	H_0
Расстояние между основаниями 3 и 4-й боковых жилок (L)	0,87	-1,01	H_0	0,31	-0,42	H_0	-0,62	0,02	H_0	0,73	0,14	H_0	-0,14	0,03	H_0
Расстояние между основаниями 3 и 4-й боковых жилок (P)	1,63	0,01	H_0	0,37	-1,56	H_0	0,57	0,49	H_0	0,89	-1,02	H_0	4,01	5,99	H_a
Расстояние между основаниями 4 и 5-й боковых жилок (L)	0,17	-1,30	H_0	0,16	0,36	H_0	-0,37	1,29	H_0	1,46	-0,22	H_0	0,66	0,99	H_0
Расстояние между основаниями 4 и 5-й боковых жилок (P)	0,15	-0,43	H_0	1,01	-0,06	H_0	-0,28	-0,66	H_0	1,07	-1,38	H_0	0,91	-0,26	H_0
Длина ЛП	-0,29	-0,76	H_0	-0,95	-1,04	H_0	2,25	-0,02	H_0	0,11	-1,13	H_0	-0,21	-0,51	H_0
Ширина ЛП	0,69	0,77	H_0	0,29	-1,39	H_0	-0,32	-0,87	H_0	1,87	-0,27	H_0	0,39	-1,40	H_0
Длина черешка	-0,33	0,09	H_0	-0,44	-0,85	H_0	0,50	-0,10	H_0	-2,77	2,22	H_0	1,88	-0,22	H_0
Расстояние от кончика ЛП до самого широкого места	0,15	-0,97	H_0	0,21	-0,86	H_0	0,80	-0,93	H_0	0,10	-0,52	H_0	-0,35	-0,47	H_0
Ширина половины ЛП (L)	1,34	0,97	H_0	0,40	-1,44	H_0	-0,60	-0,25	H_0	1,66	0,40	H_0	0,25	-1,70	H_0

Продолжение таблицы 4

Признак	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H	t_{As}	t_{Ex}	H
Ширина половины ЛП (Р)	-0,02	0,24	H_0	0,72	-0,88	H_0	-0,20	-0,47	H_0	1,80	-0,11	H_0	0,52	-0,77	H_0
Угол между главной и 1-й от основания ЛП БЖ (L)	-0,88	0,49	H_0	0,59	0,36	H_0	2,87	0,77	H_0	0,23	-0,81	H_0	1,62	0,74	H_0
Угол между главной и 1-й от основания ЛП БЖ (Р)	1,50	1,46	H_0	-0,41	-0,22	H_0	2,90	1,95	H_0	2,64	1,58	H_0	0,99	-0,07	H_0
Угол между главной и 2-й от основания ЛП БЖ (L)	0,49	-0,65	H_0	2,14	-0,22	H_0	1,06	-0,37	H_0	0,70	0,00	H_0	2,57	0,93	H_0
Угол между главной и 2-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,73	0,87	H_0	-8,71	21,37	H_a	0,42	-0,22	H_0	2,09	1,34	H_0	2,11	0,31	H_0
Угол между главной и 3-й от основания ЛП БЖ (L)	0,02	0,00	H_0	2,03	1,97	H_0	1,72	0,46	H_0	1,61	-0,66	H_0	3,14	2,12	H_a
Угол между главной и 3-й от основания ЛП БЖ (Р)	1,98	2,12	H_0	1,20	-0,54	H_0	1,60	1,33	H_0	1,00	2,00	H_0	1,62	-1,04	H_0
Угол между главной и 4-й от основания ЛП БЖ (L)	0,68	1,43	H_0	1,92	0,50	H_0	2,00	-0,33	H_0	0,69	-0,70	H_0	2,54	1,59	H_0
Угол между главной и 4-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,19	-0,97	H_0	0,61	-0,34	H_0	1,64	1,07	H_0	1,49	-0,79	H_0	0,64	0,01	H_0
Угол между главной и 5-й от основания ЛП БЖ (L)	-1,52	2,09	H_0	-5,92	15,19	H_a	-1,14	0,24	H_0	0,14	-0,88	H_0	-0,23	-0,74	H_0
Угол между главной и 5-й от основания ЛП БЖ (Р)	0,01	-0,74	H_0	1,72	0,79	H_0	0,77	-0,31	H_0	1,63	0,33	H_0	0,02	-0,15	H_0
Расстояние от самой широкой части до основания ЛП	0,20	-1,04	H_0	2,29	1,07	H_0	-0,20	4,25	H_0	1,28	0,73	H_0	-0,78	-0,92	H_0
ИФ	3,48	3,69	H_a	3,69	4,23	H_a	4,25	4,45	H_a	2,92	1,65	H_0	3,15	1,52	H_a
ИЛП	2,88	7,57	H_a	0,54	0,54	H_0	-1,67	1,04	H_0	-0,02	-0,37	H_0	-0,24	-0,39	H_0
ИЛ	3,58	1,85	H_a	6,07	7,09	H_a	1,21	0,00	H_0	7,16	10,03	H_a	1,02	-0,48	H_0
ИВВ	-0,18	-0,20	H_0	-1,05	0,83	H_0	0,67	-0,24	H_0	-0,09	0,48	H_0	-0,12	-0,73	H_0

Примечание – L – левая сторона, Р – правая сторона листовой пластинки. H_0 (H_a) – случайная величина X распределена нормально (отклоняется от нормального распределения).

Таблица 5 – Уровни варьирования признака «длина жилки» листовой пластинки *B. pendula*, % ($C_v \pm S_{cv}$)

№ БЖ	Сторона листа	Степень благоприятности погоды, балл											
		4,00			3,43			3,38			3,24		
		C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования
<i>Фон</i>													
1	слева	17,20	1,72	средний	23,75	2,38	повышенный	12,16	0,86	низкий	19,24	1,92	средний
	справа	18,57	1,86	средний	23,43	2,34	повышенный	12,38	0,88	низкий	18,71	1,87	средний
2	слева	15,51	1,55	средний	23,45	2,35	повышенный	11,92	0,85	низкий	20,28	2,03	средний
	справа	16,37	1,64	средний	23,61	2,36	повышенный	11,36	0,81	низкий	19,66	1,97	средний
3	слева	19,92	1,99	средний	25,71	2,57	повышенный	14,04	1,00	средний	24,44	2,44	повышенный
	справа	20,25	2,02	средний	25,15	2,51	повышенный	14,15	1,01	средний	24,72	2,47	повышенный
4	слева	27,95	2,80	повышенный	29,17	2,92	повышенный	19,00	1,35	средний	33,09	3,31	высокий
	справа	25,27	2,53	повышенный	28,40	2,84	повышенный	18,67	1,33	средний	31,10	3,11	высокий
5	слева	32,70	3,27	высокий	34,24	3,42	высокий	26,05	1,85	повышенный	39,04	3,90	высокий
	справа	27,99	2,80	повышенный	33,82	3,38	высокий	24,77	1,76	повышенный	38,50	3,85	высокий
<i>Буфер-1</i>													
1	слева	20,71	2,07	средний	13,82	1,38	средний	16,19	1,14	средний	14,55	1,46	средний
	справа	17,29	1,73	средний	13,67	1,37	средний	15,64	1,11	средний	15,25	1,53	средний
2	слева	18,93	1,89	средний	11,04	1,10	низкий	14,78	1,05	средний	14,29	1,43	средний
	справа	17,16	1,72	средний	10,61	1,06	низкий	15,82	1,12	средний	15,60	1,56	средний
3	слева	20,87	2,09	средний	10,07	1,01	низкий	14,62	1,03	средний	20,04	2,00	средний
	справа	25,79	2,58	повышенный	10,54	1,05	низкий	15,49	1,10	средний	19,33	1,93	средний
4	слева	24,07	2,41	повышенный	14,28	1,43	средний	18,12	1,28	средний	28,49	2,85	повышенный
	справа	26,34	2,63	повышенный	12,33	1,23	низкий	18,58	1,31	средний	26,41	2,64	повышенный
5	слева	28,85	2,88	повышенный	18,72	1,87	средний	25,33	1,79	повышенный	35,56	3,56	высокий
	справа	28,84	2,88	повышенный	18,92	1,89	средний	24,96	1,76	повышенный	31,54	3,15	высокий
<i>Буфер-2</i>													
1	слева	14,19	1,42	средний	13,27	1,33	средний	14,55	1,03	средний	18,28	1,83	средний
	справа	12,43	1,24	низкий	12,62	1,26	низкий	14,22	1,01	средний	18,27	1,83	средний

Продолжение таблицы 5

№ БЖ	Сторона листа	Степень благоприятности погоды, балл											
		4,00			3,43			3,38			3,24		
		C_v , %	S_{CV}	уровень варьирования	C_v , %	S_{CV}	уровень варьирования	C_v , %	S_{CV}	уровень варьирования	C_v , %	S_{CV}	уровень варьирования
2	слева	12,25	1,23	низкий	13,40	1,34	средний	13,46	0,95	средний	17,14	1,71	средний
	справа	12,28	1,23	низкий	12,67	1,27	низкий	12,48	0,88	низкий	16,28	1,63	средний
3	слева	15,60	1,56	средний	15,57	1,56	средний	15,71	1,11	средний	18,23	1,82	средний
	справа	21,79	2,18	повышенный	16,67	1,67	средний	14,25	1,01	средний	17,05	1,71	средний
4	слева	21,20	2,12	повышенный	22,67	2,27	повышенный	19,96	1,41	средний	23,55	2,35	повышенный
	справа	25,24	2,52	повышенный	24,84	2,48	повышенный	18,49	1,31	средний	23,22	2,32	повышенный
5	слева	26,77	2,68	повышенный	32,90	3,29	высокий	25,25	1,79	повышенный	34,06	3,41	высокий
	справа	30,64	3,06	повышенный	33,36	3,34	высокий	22,69	1,60	повышенный	32,35	3,23	высокий
<i>Импакт-1</i>													
1	слева	15,25	1,52	средний	14,94	1,49	средний	15,38	1,09	средний	15,01	1,50	средний
	справа	12,63	1,26	низкий	14,85	1,48	средний	15,70	1,11	средний	12,51	1,25	низкий
2	слева	13,13	1,31	средний	16,19	1,62	средний	17,44	1,23	средний	14,95	1,50	средний
	справа	12,25	1,23	низкий	15,40	1,54	средний	16,99	1,20	средний	14,68	1,47	средний
3	слева	15,52	1,55	средний	19,22	1,92	средний	21,84	1,54	повышенный	18,56	1,86	средний
	справа	15,46	1,55	средний	18,16	1,82	средний	21,04	1,49	повышенный	19,24	1,92	средний
4	слева	20,26	2,03	средний	24,97	2,50	повышенный	28,06	1,98	повышенный	26,09	2,61	повышенный
	справа	21,40	2,14	повышенный	24,71	2,47	повышенный	27,43	1,94	повышенный	27,15	2,71	повышенный
5	слева	27,14	2,71	повышенный	30,88	3,09	повышенный	34,62	2,45	высокий	33,81	3,38	высокий
	справа	25,71	2,57	повышенный	29,34	2,93	повышенный	31,27	2,21	высокий	32,44	3,24	высокий
<i>Импакт-2</i>													
1	слева	14,00	1,40	средний	13,30	1,33	средний	12,77	0,90	низкий	14,92	1,49	средний
	справа	14,69	1,47	средний	12,84	1,28	низкий	12,50	0,88	низкий	14,51	1,45	средний
2	слева	13,06	1,31	средний	12,65	1,27	низкий	12,14	0,86	низкий	14,20	1,42	средний
	справа	14,49	1,45	средний	12,21	1,22	низкий	12,23	0,86	низкий	14,98	1,50	средний
3	слева	16,13	1,61	средний	15,35	1,53	средний	14,06	0,99	средний	16,95	1,69	средний
	справа	16,35	1,63	средний	14,96	1,50	средний	14,73	1,04	средний	17,33	1,73	средний
4	слева	19,27	1,93	средний	19,66	1,97	средний	18,35	1,30	средний	21,94	2,19	повышенный
	справа	19,21	1,92	средний	21,27	2,13	повышенный	20,58	1,46	средний	22,30	2,23	повышенный
5	слева	26,48	2,65	повышенный	28,21	2,82	повышенный	23,62	1,67	повышенный	25,48	2,55	повышенный
	справа	28,26	2,83	повышенный	29,64	2,96	повышенный	26,53	1,88	повышенный	26,04	2,60	повышенный

Примечание – БЖ – боковая жилка; C_v – коэффициент вариации (%), S_{CV} – ошибка коэффициента вариации.

Таблица 6 – Уровни варьирования признака «расстояние между концами жилок» листовой пластинки *B. pendula*, % ($C_v \pm S_{cv}$)

№ БЖ	Сторона листа	Степень благоприятности погоды, балл											
		4,00			3,43			3,38			3,24		
		C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования
<i>Фон</i>													
1 и 2	слева	17,05	1,71	средний	25,23	2,52	повышенный	15,61	1,11	средний	23,70	2,37	повышенный
	справа	17,81	1,78	средний	27,87	2,79	повышенный	12,39	0,88	низкий	21,09	2,11	повышенный
2 и 3	слева	17,73	1,77	средний	20,03	2,00	средний	13,25	0,94	средний	22,26	2,23	повышенный
	справа	22,78	2,28	повышенный	23,43	2,34	повышенный	14,94	1,06	средний	21,98	2,20	повышенный
3 и 4	слева	18,28	1,83	средний	20,02	2,00	средний	15,13	1,08	средний	23,36	2,34	повышенный
	справа	23,15	2,32	повышенный	18,96	1,90	средний	15,97	1,14	средний	21,57	2,16	повышенный
4 и 5	слева	24,49	2,45	повышенный	19,69	1,97	средний	17,99	1,28	средний	23,22	2,32	повышенный
	справа	22,23	2,22	повышенный	21,46	2,15	повышенный	17,96	1,28	средний	21,99	2,20	повышенный
<i>Буфер-1</i>													
1 и 2	слева	16,91	1,69	средний	14,51	1,45	средний	18,05	1,28	средний	13,95	1,39	средний
	справа	15,67	1,57	средний	14,91	1,49	средний	16,16	1,14	средний	15,65	1,56	средний
2 и 3	слева	19,68	1,97	средний	13,68	1,37	средний	16,06	1,14	средний	18,94	1,89	средний
	справа	17,96	1,80	средний	18,64	1,86	средний	16,43	1,16	средний	17,70	1,77	средний
3 и 4	слева	20,83	2,08	средний	15,33	1,53	средний	15,52	1,10	средний	19,54	1,95	средний
	справа	25,97	2,60	повышенный	13,76	1,38	средний	16,88	1,19	средний	22,69	2,27	повышенный
4 и 5	слева	20,19	2,02	средний	17,00	1,70	средний	17,77	1,26	средний	22,24	2,22	повышенный
	справа	22,30	2,23	повышенный	17,45	1,74	средний	19,12	1,35	средний	22,58	2,26	повышенный
<i>Буфер-2</i>													
1 и 2	слева	14,16	1,42	средний	17,29	1,73	средний	14,59	1,03	средний	16,32	1,63	средний
	справа	14,43	1,44	средний	15,59	1,56	средний	12,87	0,91	низкий	13,93	1,39	средний
2 и 3	слева	14,04	1,40	средний	16,89	1,69	средний	15,00	1,06	средний	14,35	1,44	средний
	справа	14,72	1,47	средний	16,86	1,69	средний	13,58	0,96	средний	14,03	1,40	средний
3 и 4	слева	13,00	1,30	средний	16,99	1,70	средний	14,71	1,04	средний	15,81	1,58	средний
	справа	15,78	1,58	средний	19,45	1,95	средний	18,80	1,33	средний	17,58	1,76	средний

Продолжение таблицы 6

№ БЖ	Сторона листа	Степень благоприятности погоды, балл											
		4,00			3,43			3,38			3,24		
		C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования
4 и 5	слева	15,39	1,54	средний	19,70	1,97	средний	14,66	1,04	средний	16,93	1,69	средний
	справа	17,70	1,77	средний	19,49	1,95	средний	16,32	1,15	средний	17,25	1,73	средний
<i>Импакт-1</i>													
1 и 2	слева	16,64	1,66	средний	23,47	2,35	повышенный	19,08	1,35	средний	18,10	1,81	средний
	справа	17,47	1,75	средний	19,79	1,98	средний	19,22	1,36	средний	21,05	2,10	повышенный
2 и 3	слева	15,57	1,56	средний	17,68	1,77	средний	20,03	1,42	средний	15,52	1,55	средний
	справа	16,21	1,62	средний	18,72	1,87	средний	19,77	1,40	средний	19,79	1,98	средний
3 и 4	слева	16,09	1,61	средний	18,88	1,89	средний	19,95	1,41	средний	24,49	2,45	повышенный
	справа	17,54	1,75	средний	23,81	2,38	повышенный	20,05	1,42	средний	23,85	2,39	повышенный
4 и 5	слева	17,38	1,74	средний	21,92	2,19	повышенный	24,48	1,73	повышенный	22,96	2,30	повышенный
	справа	18,44	1,84	средний	21,06	2,11	повышенный	23,35	1,65	повышенный	24,61	2,46	повышенный
<i>Импакт-2</i>													
1 и 2	слева	18,24	1,82	средний	20,37	2,04	средний	19,00	1,34	средний	18,95	1,90	средний
	справа	16,52	1,65	средний	19,29	1,93	средний	18,46	1,31	средний	20,45	2,05	средний
2 и 3	слева	11,69	1,17	низкий	17,98	1,80	средний	20,78	1,47	средний	20,39	2,04	средний
	справа	16,71	1,67	средний	21,29	2,13	повышенный	22,05	1,56	повышенный	20,09	2,01	средний
3 и 4	слева	16,35	1,63	средний	19,19	1,92	средний	22,65	1,60	повышенный	21,19	2,12	повышенный
	справа	15,77	1,58	средний	22,19	2,22	повышенный	21,66	1,53	повышенный	20,51	2,05	средний
4 и 5	слева	19,41	1,94	средний	21,56	2,16	повышенный	21,73	1,54	повышенный	19,95	2,00	средний
	справа	20,18	2,02	средний	24,25	2,42	повышенный	22,92	1,62	повышенный	21,18	2,12	повышенный

Примечание – обозначение см. Таблица 5.

Таблица 7 – Уровни варьирования признака «расстояние между основаниями жилок» листовой пластинки *B. pendula*, % ($C_v \pm S_{cv}$)

№ БЖ	Сторона листа	Степень благоприятности погоды, балл											
		4,00			3,43			3,38			3,24		
		C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования
<i>Фон</i>													
1 и 2	слева	26,31	2,63	повышенный	32,07	3,21	высокий	21,91	1,56	повышенный	29,13	2,91	повышенный
	справа	29,23	2,92	повышенный	30,65	3,06	повышенный	23,54	1,67	повышенный	25,23	2,52	повышенный
2 и 3	слева	21,35	2,14	повышенный	25,57	2,56	повышенный	14,58	1,04	средний	22,06	2,21	повышенный
	справа	22,57	2,26	повышенный	24,65	2,46	повышенный	13,66	0,97	средний	21,45	2,14	повышенный
3 и 4	слева	18,36	1,84	средний	22,98	2,30	повышенный	11,89	0,84	низкий	22,63	2,26	повышенный
	справа	22,23	2,22	повышенный	24,14	2,41	повышенный	12,88	0,92	низкий	25,84	2,58	повышенный
4 и 5	слева	21,03	2,10	повышенный	22,24	2,22	повышенный	15,27	1,09	средний	29,33	2,93	повышенный
	справа	19,27	1,93	средний	20,37	2,04	средний	15,29	1,09	средний	28,20	2,82	повышенный
<i>Буфер-1</i>													
1 и 2	слева	22,26	2,23	повышенный	20,27	2,03	средний	29,28	2,07	повышенный	21,85	2,18	повышенный
	справа	25,13	2,51	повышенный	20,78	2,08	средний	25,33	1,79	повышенный	21,01	2,10	повышенный
2 и 3	слева	17,68	1,77	средний	15,96	1,60	средний	20,91	1,48	средний	19,23	1,92	средний
	справа	18,97	1,90	средний	18,32	1,83	средний	20,04	1,42	средний	15,49	1,55	средний
3 и 4	слева	20,81	2,08	средний	14,01	1,40	средний	18,77	1,33	средний	15,37	1,54	средний
	справа	17,99	1,80	средний	15,39	1,54	средний	19,25	1,36	средний	16,12	1,61	средний
4 и 5	слева	20,34	2,03	средний	14,09	1,41	средний	16,99	1,20	средний	19,29	1,93	средний
	справа	20,04	2,00	средний	15,12	1,51	средний	16,53	1,17	средний	22,33	2,23	повышенный
<i>Буфер-2</i>													
1 и 2	слева	25,64	2,56	повышенный	22,85	2,29	повышенный	31,15	2,20	высокий	18,71	1,87	средний
	справа	27,72	2,77	повышенный	26,17	2,62	повышенный	29,27	2,07	повышенный	25,15	2,52	повышенный
2 и 3	слева	18,28	1,83	средний	16,85	1,68	средний	18,15	1,28	средний	19,44	1,94	средний
	справа	18,37	1,84	средний	18,48	1,85	средний	21,50	1,52	повышенный	17,59	1,76	средний
3 и 4	слева	12,93	1,29	низкий	16,95	1,70	средний	18,96	1,34	средний	19,89	1,99	средний
	справа	14,10	1,41	средний	16,45	1,64	средний	17,95	1,27	средний	17,95	1,80	средний
4 и 5	слева	17,85	1,78	средний	15,92	1,59	средний	16,73	1,18	средний	14,71	1,47	средний
	справа	19,10	1,91	средний	17,90	1,79	средний	17,37	1,23	средний	18,79	1,88	средний

Продолжение таблицы 7

№ БЖ	Сторона листа	Степень благоприятности погоды, балл											
		4,00			3,43			3,38			3,24		
		C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования
<i>Импакт-1</i>													
1 и 2	слева	25,38	2,54	повышенный	24,79	2,48	повышенный	20,56	1,45	средний	23,01	2,30	повышенный
	справа	23,63	2,36	повышенный	25,20	2,52	повышенный	19,24	1,36	средний	23,65	2,37	повышенный
2 и 3	слева	20,19	2,02	средний	19,09	1,91	средний	16,99	1,20	средний	22,22	2,22	повышенный
	справа	17,46	1,75	средний	18,63	1,86	средний	20,04	1,42	средний	19,80	1,98	средний
3 и 4	слева	13,97	1,40	средний	15,35	1,54	средний	16,21	1,15	средний	17,53	1,75	средний
	справа	13,59	1,36	средний	15,21	1,52	средний	17,49	1,24	средний	18,28	1,83	средний
4 и 5	слева	15,95	1,60	средний	16,92	1,69	средний	20,65	1,46	средний	19,45	1,95	средний
	справа	16,89	1,69	средний	16,48	1,65	средний	20,38	1,44	средний	21,53	2,15	повышенный
<i>Импакт-2</i>													
1 и 2	слева	18,99	1,90	средний	23,39	2,34	повышенный	23,19	1,64	повышенный	21,28	2,13	повышенный
	справа	22,00	2,20	повышенный	21,07	2,11	повышенный	25,75	1,82	повышенный	22,45	2,24	повышенный
2 и 3	слева	17,37	1,74	средний	15,96	1,60	средний	20,47	1,45	средний	18,24	1,82	средний
	справа	14,82	1,48	средний	15,61	1,56	средний	21,12	1,49	повышенный	17,56	1,76	средний
3 и 4	слева	14,66	1,47	средний	15,08	1,51	средний	16,41	1,16	средний	16,40	1,64	средний
	справа	19,65	1,96	средний	16,50	1,65	средний	16,86	1,19	средний	16,65	1,67	средний
4 и 5	слева	14,22	1,42	средний	15,89	1,59	средний	14,63	1,03	средний	18,00	1,80	средний
	справа	14,02	1,40	средний	18,12	1,81	средний	15,40	1,09	средний	16,17	1,62	средний

Примечание – обозначение см. Таблица 5.

Таблица 8 – Уровни варьирования признака «угол между центральной и боковыми жилками первого порядка» листовой пластинки *B. pendula*, % ($C_v \pm S_{cv}$)

№ БЖ	Сторона листа	Степень благоприятности погоды, балл											
		4,00			3,43			3,38			3,24		
		C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования
<i>Фон</i>													
1	слева	15,24	1,52	средний	14,68	1,47	средний	15,70	1,12	средний	13,45	1,34	средний
	справа	15,11	1,51	средний	14,12	1,41	средний	15,47	1,10	средний	15,74	1,57	средний
2	слева	12,19	1,22	низкий	13,45	1,34	средний	13,95	0,99	средний	13,19	1,32	средний
	справа	13,52	1,35	средний	13,19	1,32	средний	12,51	0,89	низкий	11,18	1,12	низкий
3	слева	11,54	1,15	низкий	12,87	1,29	низкий	14,98	1,06	средний	11,12	1,11	низкий
	справа	12,08	1,21	низкий	12,38	1,24	низкий	11,87	0,84	низкий	9,90	0,99	низкий
4	слева	10,17	1,02	низкий	12,58	1,26	низкий	12,15	0,86	низкий	11,60	1,16	низкий
	справа	11,14	1,11	низкий	10,07	1,01	низкий	9,36	0,67	низкий	12,23	1,22	низкий
5	слева	13,80	1,38	средний	14,18	1,42	средний	12,86	0,91	низкий	12,78	1,28	низкий
	справа	14,24	1,42	средний	12,59	1,26	низкий	11,48	0,82	низкий	13,83	1,38	средний
<i>Буфер-1</i>													
1	слева	10,29	1,03	низкий	18,40	1,84	средний	19,19	1,36	средний	14,79	1,48	средний
	справа	13,77	1,38	средний	11,91	1,19	низкий	19,60	1,39	средний	16,88	1,69	средний
2	слева	11,39	1,14	низкий	13,27	1,33	средний	14,21	1,00	средний	13,67	1,37	средний
	справа	16,94	1,69	средний	10,89	1,09	низкий	14,42	1,02	средний	14,46	1,45	средний
3	слева	11,54	1,15	низкий	9,16	0,92	низкий	12,56	0,89	низкий	11,56	1,16	низкий
	справа	11,30	1,13	низкий	9,06	0,91	низкий	10,53	0,74	низкий	11,47	1,15	низкий
4	слева	12,27	1,23	низкий	8,50	0,85	низкий	10,38	0,73	низкий	8,56	0,86	низкий
	справа	10,74	1,07	низкий	10,04	1,00	низкий	10,45	0,74	низкий	10,63	1,06	низкий
5	слева	16,56	1,66	средний	11,00	1,10	низкий	10,30	0,73	низкий	12,99	1,30	низкий
	справа	12,78	1,28	низкий	12,81	1,28	низкий	10,75	0,76	низкий	12,83	1,28	низкий
<i>Буфер-2</i>													
1	слева	14,97	1,50	средний	15,72	1,57	средний	15,71	1,11	средний	15,56	1,56	средний
	справа	12,39	1,24	низкий	17,54	1,75	средний	14,48	1,02	средний	16,72	1,67	средний

Продолжение таблицы 8

№ БЖ	Сторона листа	Степень благоприятности погоды, балл											
		4,00			3,43			3,38			3,24		
		C_V , %	S_{CV}	уровень варьирования	C_V , %	S_{CV}	уровень варьирования	C_V , %	S_{CV}	уровень варьирования	C_V , %	S_{CV}	уровень варьирования
2	слева	13,37	1,34	средний	11,98	1,20	низкий	14,74	1,04	средний	13,27	1,33	средний
	справа	13,17	1,32	средний	10,94	1,09	низкий	13,31	0,94	средний	12,75	1,27	низкий
3	слева	12,97	1,30	низкий	10,70	1,07	низкий	11,90	0,84	низкий	12,16	1,22	низкий
	справа	10,79	1,08	низкий	11,03	1,10	низкий	11,45	0,81	низкий	12,42	1,24	низкий
4	слева	13,33	1,33	средний	10,57	1,06	низкий	10,34	0,73	низкий	12,19	1,22	низкий
	справа	9,98	1,00	низкий	11,63	1,16	низкий	9,52	0,67	низкий	10,85	1,09	низкий
5	слева	13,64	1,36	средний	11,25	1,13	низкий	14,01	0,99	средний	13,30	1,33	средний
	справа	16,32	1,63	средний	11,19	1,12	низкий	12,13	0,86	низкий	13,64	1,36	средний
<i>Импакт-1</i>													
1	слева	11,35	1,13	низкий	14,78	1,48	средний	13,64	0,96	средний	22,64	2,26	повышенный
	справа	13,22	1,32	средний	17,00	1,70	средний	14,30	1,01	средний	24,25	2,42	повышенный
2	слева	10,77	1,08	низкий	11,40	1,14	низкий	12,38	0,88	низкий	14,10	1,41	средний
	справа	9,50	0,95	низкий	13,47	1,35	средний	12,25	0,87	низкий	15,22	1,52	средний
3	слева	11,70	1,17	низкий	11,64	1,16	низкий	11,03	0,78	низкий	12,54	1,25	низкий
	справа	11,46	1,15	низкий	12,90	1,29	низкий	10,76	0,76	низкий	14,25	1,42	средний
4	слева	10,81	1,08	низкий	11,79	1,18	низкий	12,72	0,90	низкий	12,41	1,24	низкий
	справа	11,76	1,18	низкий	11,96	1,20	низкий	11,13	0,79	низкий	13,71	1,37	средний
5	слева	11,52	1,15	низкий	15,00	1,50	средний	16,18	1,14	средний	11,18	1,12	низкий
	справа	11,81	1,18	низкий	11,47	1,15	низкий	13,71	0,97	средний	12,57	1,26	низкий
<i>Импакт-2</i>													
1	слева	11,01	1,10	низкий	14,95	1,49	средний	13,56	0,96	средний	17,57	1,76	средний
	справа	13,73	1,37	средний	13,47	1,35	средний	17,27	1,22	средний	13,61	1,36	средний
2	слева	10,62	1,06	низкий	11,90	1,19	низкий	13,04	0,92	средний	13,14	1,31	средний
	справа	12,71	1,27	низкий	13,20	1,32	средний	14,93	1,06	средний	11,65	1,17	низкий
3	слева	10,77	1,08	низкий	12,86	1,29	низкий	12,80	0,91	низкий	11,73	1,17	низкий
	справа	10,76	1,08	низкий	13,34	1,33	средний	13,65	0,97	средний	11,36	1,14	низкий
4	слева	13,46	1,35	средний	12,80	1,28	низкий	12,26	0,87	низкий	12,04	1,20	низкий
	справа	12,12	1,21	низкий	11,08	1,11	низкий	13,33	0,94	средний	10,04	1,00	низкий
5	слева	13,34	1,33	средний	14,92	1,49	средний	13,00	0,92	средний	11,96	1,20	низкий
	справа	12,70	1,27	низкий	12,98	1,30	низкий	12,55	0,89	низкий	10,53	1,05	низкий

Примечание – обозначение см. Таблица 5.

Таблица 9 – Уровни варьирования признака «ширина половины листовой пластинки» *B. pendula*, % ($C_v \pm S_{cv}$)

Сторона листа	Степень благоприятности погоды, балл											
	4,00			3,43			3,38			3,24		
	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования
<i>Фон</i>												
левая	16,14	1,61	средний	20,93	2,09	средний	11,71	0,83	низкий	19,62	1,96	средний
правая	16,14	1,61	средний	20,15	2,01	средний	13,68	0,97	средний	19,61	1,96	средний
<i>Буфер-1</i>												
левая	18,58	1,86	средний	12,75	1,28	низкий	16,87	1,19	средний	16,43	1,64	средний
правая	17,61	1,76	средний	12,39	1,24	низкий	16,01	1,13	средний	15,13	1,51	средний
<i>Буфер-2</i>												
левая	11,84	1,18	низкий	12,64	1,26	низкий	15,22	1,08	средний	16,49	1,65	средний
правая	12,00	1,20	низкий	12,30	1,23	низкий	12,94	0,91	низкий	16,18	1,62	средний
<i>Импакт-1</i>												
левая	14,85	1,49	средний	16,17	1,62	средний	18,57	1,31	средний	15,44	1,54	средний
правая	12,16	1,22	низкий	16,07	1,61	средний	18,42	1,30	средний	14,62	1,46	средний
<i>Импакт-2</i>												
левая	12,92	1,29	низкий	14,06	1,41	средний	19,95	1,41	средний	15,71	1,57	средний
правая	14,56	1,46	средний	12,89	1,29	низкий	18,16	1,28	средний	16,49	1,65	средний

Примечание – обозначение см. Таблица 5.

Таблица 10 – Уровни варьирования непарных морфологических признаков листа *B. pendula*, % ($C_v \pm S_{cv}$)

Участок	Степень благоприятности погоды, балл											
	4,00			3,43			3,38			3,24		
	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования
<i>Длина листовой пластинки, мм</i>												
Фон	17,47	1,75	средний	20,05	2,01	средний	11,85	0,84	низкий	19,21	1,92	средний
Буфер-1	16,62	1,66	средний	8,92	0,89	низкий	14,35	1,01	средний	15,08	1,51	средний
Буфер-2	13,35	1,34	средний	12,76	1,28	низкий	12,74	0,90	низкий	15,16	1,52	средний
Импакт-1	11,36	1,14	низкий	15,17	1,52	средний	16,99	1,20	средний	18,56	1,86	средний
Импакт-2	11,54	1,15	низкий	12,01	1,20	низкий	13,12	0,93	средний	13,94	1,39	средний
<i>Ширина листовой пластинки, мм</i>												
Фон	15,58	1,56	средний	20,07	2,01	средний	11,39	0,81	низкий	19,25	1,92	средний
Буфер-1	17,57	1,76	средний	12,07	1,21	низкий	13,85	0,98	средний	15,31	1,53	средний
Буфер-2	11,41	1,14	низкий	12,17	1,22	низкий	12,66	0,90	низкий	16,22	1,62	средний
Импакт-1	12,87	1,29	низкий	15,67	1,57	средний	17,24	1,22	средний	14,88	1,49	средний
Импакт-2	13,53	1,35	средний	13,18	1,32	средний	13,92	0,98	средний	15,49	1,55	средний
<i>Длина черешка, мм</i>												
Фон	23,73	2,37	повышенный	24,77	2,48	повышенный	19,53	1,39	средний	21,24	2,12	повышенный
Буфер-1	20,62	2,06	средний	20,49	2,05	средний	20,70	1,46	средний	28,10	2,81	повышенный
Буфер-2	17,74	1,77	средний	20,34	2,03	средний	18,43	1,30	средний	21,30	2,13	повышенный
Импакт-1	17,67	1,77	средний	24,92	2,49	повышенный	25,45	1,80	повышенный	26,01	2,60	повышенный
Импакт-2	16,70	1,67	средний	19,49	1,95	средний	22,18	1,57	повышенный	20,84	2,08	средний
<i>Расстояние от кончика листовой пластинки до самого широкого места, мм</i>												
Фон	23,16	2,32	повышенный	20,43	2,04	средний	14,66	1,04	средний	21,51	2,15	повышенный
Буфер-1	19,58	1,96	средний	12,88	1,29	низкий	15,90	1,12	средний	18,47	1,85	средний
Буфер-2	13,46	1,35	средний	17,74	1,77	средний	15,60	1,10	средний	15,59	1,56	средний
Импакт-1	13,72	1,37	средний	19,55	1,95	средний	21,00	1,49	повышенный	22,26	2,23	повышенный
Импакт-2	15,54	1,55	средний	18,21	1,82	средний	18,06	1,28	средний	17,49	1,75	средний

Продолжение таблицы 10

Участок	Степень благоприятности погоды, балл											
	4,00			3,43			3,38			3,24		
	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования	C_v , %	S_{cv}	уровень варьирования
<i>Расстояние от самой широкой части до основания листовой пластинки, мм</i>												
Фон	18,31	1,83	средний	30,41	3,04	повышенный	22,02	1,57	повышенный	24,93	2,49	повышенный
Буфер-1	24,73	2,47	повышенный	43,43	4,34	очень высокий	22,68	1,60	повышенный	43,45	4,35	очень высокий
Буфер-2	28,22	2,82	повышенный	23,34	2,33	повышенный	24,28	1,72	повышенный	27,76	2,78	повышенный
Импакт-1	17,98	1,80	средний	21,24	2,12	повышенный	18,86	1,33	средний	23,75	2,38	повышенный
Импакт-2	21,19	2,12	повышенный	26,37	2,64	повышенный	23,41	1,66	повышенный	23,26	2,33	повышенный
<i>Индекс формы</i>												
Фон	29,29	2,93	повышенный	31,63	3,16	высокий	27,32	1,94	повышенный	29,63	2,96	повышенный
Буфер-1	29,88	2,99	повышенный	38,43	3,84	высокий	24,93	1,76	повышенный	29,80	2,98	повышенный
Буфер-2	28,28	2,83	повышенный	39,12	3,91	высокий	26,18	1,85	повышенный	32,39	3,24	высокий
Импакт-1	23,26	2,33	повышенный	28,78	2,88	повышенный	25,80	1,82	повышенный	26,83	2,68	повышенный
Импакт-2	33,00	3,30	высокий	46,97	4,70	очень высокий	39,54	2,80	высокий	36,88	3,69	высокий
<i>Индекс листовой пластинки</i>												
Фон	10,45	1,05	низкий	9,08	0,91	низкий	8,34	0,59	низкий	9,13	0,91	низкий
Буфер-1	8,29	0,83	низкий	10,90	1,09	низкий	9,43	0,67	низкий	10,56	1,06	низкий
Буфер-2	9,14	0,91	низкий	9,82	0,98	низкий	9,22	0,65	низкий	11,99	1,20	низкий
Импакт-1	8,23	0,82	низкий	8,43	0,84	низкий	10,44	0,74	низкий	8,92	0,89	низкий
Импакт-2	7,11	0,71	очень низкий	8,45	0,84	низкий	8,65	0,61	низкий	7,27	0,73	очень низкий
<i>Индекс листа</i>												
Фон	25,57	2,56	повышенный	26,40	2,64	повышенный	17,28	1,23	средний	16,10	1,61	средний
Буфер-1	18,18	1,82	средний	21,59	2,16	повышенный	20,34	1,44	средний	16,66	1,67	средний
Буфер-2	15,71	1,57	средний	24,22	2,42	повышенный	15,74	1,11	средний	21,55	2,15	повышенный
Импакт-1	20,69	2,07	средний	26,12	2,61	повышенный	21,62	1,53	повышенный	27,25	2,73	повышенный
Импакт-2	15,31	1,53	средний	22,92	2,29	повышенный	16,84	1,19	средний	21,45	2,15	повышенный

Примечание – обозначение см. Таблица 5.

Минпросвещения России



Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ПРОФЕССИОНАЛЬНО-ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»
(РГППУ)

Филиал РГППУ в г. Нижнем Тагиле

ул. Красногвардейская, д. 57, г. Нижний Тагил Свердловская обл., 622031
Тел.: (3435) 25-36-44, тел/факс (3435) 25-48-00

e-mail: office@ntspi.ru

ИНН/КПП 6663019889/662343001

ОКПО 02080078 ОГРН 1026605617202

20.03.2023 № 67-53
На № _____ от _____

СПРАВКА

о внедрении результатов диссертационного исследования Поповой Анастасии Сергеевны «Морфологическая структура и изменчивость листа *Betula pendula* Roth в градиентах техногенной трансформации почвы и погодных условий»

Настоящая справка дана в том, что материалы диссертации А. С. Поповой внедрены в практику деятельности Нижнетагильского государственного социально-педагогического института (филиала) Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Российский государственный профессионально-педагогический университет». Результаты диссертационного исследования используются при чтении учебных курсов «Ботаника: анатомия и морфология растений», «Общая экология», «Экологическая токсикология», «Региональная экология».

Материалы диссертации А. С. Поповой также используются при проведении учебных ознакомительных практик, выполнении курсовых и выпускных квалификационных работ студентами факультета естествознания, математики и информатики.

Директор филиала РГППУ
в г. Нижнем Тагиле



Т.Н. Райхерт