

Поливариантность репродуктивного развития *Betula czerepanovii* Orlova в условиях техногенного стресса

Н.В. Василевская

Мурманский арктический государственный университет, Мурманск, Россия
n.v.vasilevskaya@gmail.com

Аннотация. В статье представлены результаты исследований репродуктивного развития *Betula czerepanovii* Orlova (береза Черепанова) в импактной зоне комбината «Североникель» Мурманской области. Методом атомно-адсорбционной спектроскопии определено содержание тяжелых металлов (Ni, Cu, Pb, Cd) в почвах пробных площадок, расположенных по градиенту загрязнения. Показано, что ингибирование репродукции берез наблюдается только в непосредственной близости к комбинату (3 км) на техногенной пустоши, где в почвах выявлены очень высокие концентрации никеля (795 мг/кг) и меди (149 мг/кг). Получены значимые коэффициенты корреляции между содержанием никеля в почвах и числом мужских и женских сережек *B. czerepanovii*. Показано, что в условиях хронического загрязнения среды тяжелыми металлами у берез образуется больше женских соцветий, чем мужских. На всех пробных площадках у части деревьев (20–40 %) выявлен переход от одностолбчатости к двустолбчатости, когда у особей развивается очень большое количество только мужских или женских соцветий. В зоне техногенного редколесья (8 км от комбината) и дефолирующих лесов (20–30 км), при снижении содержания никеля в почвах до нескольких ПДК, ценопопуляции *B. czerepanovii* адаптированы к загрязнению. Показано, что береза Черепанова является металлоустойчивым видом. Высказана гипотеза поливариантности развития в условиях промышленного загрязнения.

Ключевые слова: *Betula czerepanovii*, Субарктика, тяжелые металлы, репродукция, поливариантность развития.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность кандидату биологических наук Юлии Михайловне Лоскутовой за участие в исследованиях.

Введение

Мониторинг развития растений в условиях антропогенного стресса является базовым исследованием для восстановления нарушенных территорий. Реакции живых организмов на промышленное загрязнение среды предприятиями горнодобывающей и горно-перерабатывающей промышленности изучены недостаточно, несмотря на то что это направление аутоэкологических исследований перспективно как в прикладном, так и в теоретическом аспекте [1].

На Кольском полуострове сформировалась особая среда с субарктическим климатом, близостью Северного Ледовитого океана, горными массивами и развитой промышленностью, которые создают потенциал для изучения адаптаций растений к различным стрессовым факторам [2]. Российскими и зарубежными учеными с 80-х годов XX века проводятся исследования воздей-

ствия выбросов медно-никелевых комбинатов Мурманской области на популяции *Betula czerepanovii*, *Salix borealis*, *Pinus sylvestris*, *Sorbus gorodkovii*, *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L., *Empetrum hermaphroditum* [3–11]. Особую актуальность приобретает направление по изучению металлоустойчивости популяций растений промышленных зон [12]. Адаптация растений к стрессовому воздействию тяжелых металлов широко изучена и представляет собой пример быстрой эволюционной адаптации [13]. Большинство исследований проведено на травянистых растениях, возможно, это обусловлено сложностью проведения экспериментов на древесных видах, отличающихся большими размерами и длительностью жизненного цикла [14]. При этом традиционно считается, что короткоживущие травянистые виды адаптируются к загрязнению среды тяжелыми металлами, тогда

как деревья из-за их длительных циклов репродукции – нет [15, 16]. Однако у ряда древесных видов из загрязненных местообитаний отмечена более высокая резистентность к тяжелым металлам по сравнению с фоновыми условиями [8, 16, 17], особенно в родах *Betula* L., *Salix* L., *Sorbus* L. [11, 18–20]. В экспериментах норвежских и финских ученых с саженцами *Betula czerepanovii* [8, 16], выращенными из семян деревьев, произрастающих в импактных районах Кольского полуострова, получено, что они отличаются высокой устойчивостью к тяжелым металлам. Исследователи считают, что длительное загрязнение среды медно-никелевыми комбинами в условиях Субарктики привело к тому, что популяции *B. czerepanovii* Кольского полуострова проявляют высокую адаптивность к тяжелым металлам [2, 8]. Это один из немногих примеров адаптации древесных растений к антропогенному стрессу. Было высказано предположение, что выживаемость долгоживущих растений в сильно загрязненных средах объясняется скорее фенотипической пластичностью и акклиматизацией, чем эволюцией резистентности [8, 14].

Род *Betula* проявляет исключительно высокую генетическую изменчивость, которая может привести к генетической дифференциации и, таким образом, к адаптации к тяжелым металлам [21]. Репродукция *B. czerepanovii* по градиентам загрязнения мало изучена [6, 10], хотя этот вид является наиболее перспективным для восстановления промышленных пустошей. Грайм [22] в свое время высказал теорию, что в условиях усиления техногенного стресса репродуктивное развитие растений должно снижаться. Кроме того, половое размножение в техногенной среде требует больших энергетических затрат, поскольку необходимы дополнительные ресурсы. Соматические затраты в условиях, когда вегетативные и генеративные органы растений конкурируют за ограниченный пул ресурсов, могут вызвать негативные последствия для будущего роста, воспроизводства и выживаемости [23].

Цель работы – изучение репродукции *Betula czerepanovii* в импактной зоне комбината «Североникель» Мурманской области.

Материалы и методы исследования

Исследования ценопопуляций *Betula czerepanovii* выполнялись в зоне техногенного воздействия комбината «Североникель» (г. Мончегорск) Мурманской области. *Betula czerepanovii*

Orlova (береза Черепанова) – гипоарктический, евросибирский вид. Является одним из основных лесообразующих видов деревьев в субарктических районах северной России и Скандинавии [6]. Выдерживает экстремальные климатические условия и выживает на техногенных пустошах, где приобретает низкорослую форму с множеством стволов. Аналогичную жизненную форму *B. czerepanovii* имеет в березовых криволесьях горных массивов Кольского полуострова, где популяции демонстрируют признаки адаптации к абиотическим стрессовым факторам [8]. В зоне техногенного воздействия комбината «Североникель» *B. czerepanovii* присутствует во всех типах сообществ, вне зависимости от степени их нарушенности.

Таксономический статус северных популяций березы является вопросом дискуссионным. Морфологическая пластичность – одна из особенностей представителей рода *Betula* (*Betulaceae* S. F. Gray), что создает определенные сложности в его таксономических исследованиях [24]. В. И. Ермаков [25] высказал предположение, что *B. pubescens* и *B. pendula* представлены на Кольском полуострове северными расами. Н.И. Орлова выделила вид *Betula czerepanovii* Orlova [26]. По ее мнению, данный вид является гибридом между *B. pubescens* Ehrh. и *B. nana* L. Ряд западных ученых определяют исследуемый вид как *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* Orlova Hamet-Ahti. [27, 28]. Многие авторы отмечают наличие интенсивной гибридизации между видами берез, что объясняет их широкий полиморфизм [29]. В гибридизацию гораздо легче вступают виды берез, филогенетически более молодые, имеющие в настоящее время несбалансированный геном [30], именно к таким видам относятся *B. nana* и *B. czerepanovii*. В данном исследовании кольские популяции березы рассматриваются как *Betula czerepanovii* Orlova [26]. Благодаря большой экологической роли, которую этот вид играет в субарктических наземных экосистемах, он интенсивно изучается [31], являясь моделью для проверки ряда экологических теорий [32]. В ряде исследований показано, что в окрестностях медно-никелевых металлургических комбинатов Мурманской области появилась металлоустойчивая форма *B. czerepanovii* [6, 16].

Комбинат «Североникель» (67°56'N, 32°49' E) расположен в центре Кольского полуострова, в окрестностях г. Мончегорск, в зоне крайней се-

верной тайги. До начала работы медно-никелевого комбината в 1938 г. преобладающим типом растительности на территориях к югу от Мончегорска был еловый лес [6]. Огромное количество серы и тяжелых металлов, выброшенных «Североникелем» в окружающую среду за более чем 80 лет деятельности, вызвали масштабное разрушение почв и уничтожение растительности вокруг медеплавильного завода. В Мончегорском районе импактная зона вытянута в форме эллипса в связи с преобладанием северных и южных ветров. Площадь зоны загрязнения в конце XX века составляла до 93 000 га, причем на площади 3,7 тыс. га хвойные леса уничтожены полностью [33]. Основными загрязняющими веществами при переработке медно-никелевой руды являются диоксид серы и пыль, содержащая тяжелые металлы (Ni, Cu, Co). В окрестностях «Североникеля» выпадения тяжелых металлов привели к образованию техногенной пустыни. Значительная часть металлов в твердом



Рис. 1. Техногенная пустошь в окрестностях комбината «Североникель» (по [10]).

Fig. 1. Technogenic wasteland in the vicinity of the «Severonikel» plant (after [10]).



Рис. 2. Техногенное редколесье в импактной зоне комбината «Североникель» (по [10]).

Fig. 2. Technogenic woodlands in the impact zone of the «Severonikel» plant (after [10]).

дисперсном состоянии переносится воздушным путем на большие расстояния.

Исследования *Betula czerepanovii* проведены на четырех пробных площадках (рис. 1, 2, 3), расположенных по градиенту загрязнения от комбината «Североникель» (г. Мончегорск): ПП₁ – техногенная пустошь (3 км от источника загрязнения), ПП₂ – зона техногенного редколесья (8 км), ПП₃ и ПП₄ – зона дефолирующих лесов (20 и 30 км) (рис. 1–3). Контрольная площадка располагалась в 60 км в направлении на юго-восток от комбината.

На экспериментальных площадках проведен отбор проб почвы в соответствии со стандартом СЭФ «Общие требования к отбору проб» на определение тяжелых металлов. Методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии в почвах определено содержание ряда тяжелых металлов (Cu, Ni, Pb, Cd) на станции агрохимической службы «Мурманская».

Для проведения мониторинга репродуктивного развития *B. czerepanovii* на пробных площадках отмаркировано по 10 модельных деревьев, на каждом дереве по 5 ветвей, на которых в период цветения (середина июня) подсчитано количество мужских и женских сережек. Биологическая повторность репродуктивных побегов на каждой площадке 50-кратная. Мониторинг репродукции *B. czerepanovii* в окрестностях «Североникеля» проводился в течение 3 лет (2005–2007 гг.). Статистическая обработка данных осуществлена с помощью программы Excel 2000 (описательная статистика). Выполнен корреляционный анализ зависимости числа мужских и женских соцветий березы от концентрации никеля и меди в почвах.



Рис. 3. Дефолирующий лес в импактной зоне комбината «Североникель» (по [10]).

Fig. 3. Defoliating forest in the impact zone of the «Severonikel» plant (after [10]).

Результаты и обсуждение

Атомно-абсорбционная спектрофотометрия почв на содержание тяжелых металлов показала, что в окрестностях комбината «Североникель» концентрация никеля и меди превышает ПДК на всех пробных площадках (см. таблицу). Содержание никеля в почвах техногенной пустоши в окрестностях г. Мончегорск – 795 мг/кг (199 ПДК). В этой зоне наблюдается разрушение почв, вызванное значительными выбросами никеля и меди, которые вытеснили биогенные ионы [34]. По мере удаления от комбината, концентрация никеля в почвах резко снижается в зоне техногенного редколесья (ПП₂) и дефолилирующих лесов (ПП₃ и ПП₄) (см. таблицу).

Высокие концентрации меди выявлены в образцах почв по градиенту загрязнения комбината «Североникель», особенно техногенной пустоши (ПП₁) – 149 мг/кг (49,7 ПДК) и техногенного редколесья (ПП₂) – 222 мг/кг (74 ПДК) (см. таблицу). В зоне дефолилирующих лесов содержание меди в почвах снижается, но превышает ПДК.

Концентрации кадмия в почвах пробных площадок в пределах нормы, исключение составляет техногенная пустошь (ПП₁), где выявлено его высокое содержание (0,550 мг/кг). Содержание свинца в почвах всех экспериментальных площадок не превышает ПДК (см. таблицу). Распределение тяжелых металлов имеет нелинейный характер, поскольку большую роль в распространении загрязняющих веществ, помимо удаленности от источника выбросов, играют орография, особенности гидрологических условий и ветровой режим [7].

В результате исследования репродуктивного развития *B. czerepanovii* в окрестностях комбината «Североникель» получены неожиданные результаты. В условиях высокого уровня загрязнения почв ионами никеля и меди у большого числа особей *B. czerepanovii* происходит переход от однодомности к двудомности. Березы – однодомные растения с двухлетним генеративным циклом. В первый год закладываются зачатки мужских и женских цветков. Опыление, оплодотворение и созревание семян происходят на второй год (рис. 4) [35]. По градиенту загрязнения «Североникеля» на трех экспериментальных площадках (ПП₁, ПП₂, ПП₃) отмечены отдельные особи берез, на которых в большом количестве развиваются только мужские или женские соцветия (см. рис. 4). На техногенной пустоши доля таких деревьев *B. czerepanovii* со-

Содержание тяжелых металлов в почве в зоне промышленного воздействия комбината «Североникель» (мг/кг)

The content of heavy metals in the soils in the industrial impact zone of the Severonikel plant (mg / kg)

Номер площади Test plots	Cu	Ni	Pb	Cd
ПП ₁	149	795	29,3	0,550
ПП ₂	222	77,6	14,9	0,351
ПП ₃	39,9	25,4	2,84	0,098
ПП ₄	58,2	20,9	10,1	0,116
Контроль Control	20,3	11,6	6,95	0,071
ПДК * MPC	3,0	4,0	32,0	0,5–2,0

Примечание. ПП₁–ПП₄ – пробные площадки.

* ПДК – приводится по: «Федеральные санитарные правила, нормы и гигиенические нормативы. Гигиенические требования к качеству почвы населенных мест» (1999).

Note. ПП₁–ПП₄ – test plots.

* MPC – maximum permissible concentration according to «Federal Sanitary Rules, Norms and Hygienic Standards. Hygienic Requirements for the Soil Quality of Populated Areas» (1999).

ставила 20 %, в зоне техногенного редколесья – 30 % и дефолилирующих лесов – 40 %. В течение трех вегетационных сезонов это были одни и те же деревья. На некоторых особях берез репродуктивные органы отсутствовали, на техногенной пустоши таких деревьев было 40 %. В контроле деревьев с аномальным репродуктивным развитием не выявлено.

Аналогичные данные получены в импактной зоне комбината «Печенганикель», расположенного на северо-западе Кольского полуострова, в лесотундровой зоне [36]. На каждой экспериментальной площадке помимо однодомных, что характерно для *B. czerepanovii*, выявлены двудомные особи. Доля таких деревьев на техногенной пустоши составила 37 %, в зоне техногенного редколесья 33 % и дефолилирующих лесов – 20 %, в контроле, на расстоянии 100 км от «Печенганикеля», двудомные особи отсутствовали. Для популяций, произрастающих на открытых пространствах, с низкой плотностью популяций и рассеянным распределением характерна высокая морфологическая изменчивость [37]. Особый интерес вызывает тот факт, что переход бе-

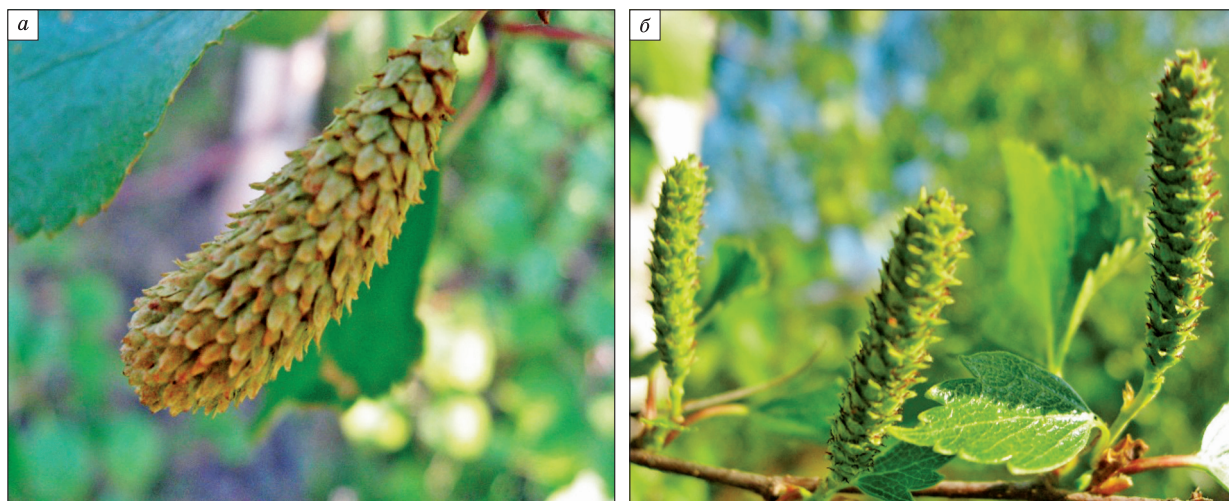


Рис. 4. Мужские (а) и женские (б) соцветия *Betula czerepanovii* в окрестностях комбината «Североникель» (по [10]).

Fig. 4. Male (a) and female (b) inflorescences *Betula czerepanovii* in the vicinity of the Severonikel plant (after [10]).

рез от однодомности к двудомности происходит не только в непосредственной близости к источникам выбросов, но и в зоне дефолирующих лесов, на большом удалении от комбинатов (30–40 км). Аналогичные данные получены для *Betula pendula* в лесостепных районах Западной Сибири в условиях промышленного загрязнения [35].

Мониторинг репродукции *B. czerepanovii* в импактной зоне комбината «Североникель» выявил нестабильность динамики числа мужских и женских сережек на побегах по годам (рис. 5, 6). В 2005 и 2007 гг. соцветий значительно больше, чем в 2006 г. По-видимому это связано с двухлетним генеративным циклом берез, а также с тем, что в год обильного образования семян происходит слабая закладка репродуктивных почек, и наоборот, повышенная в том году, когда их образование минимально [35].

В течение 3 лет мониторинга отмечалось ингибирование репродуктивного развития *B. czerepanovii* на техногенной пустоши (ПП₁), наиболее загрязненной ионами никеля – 795 мг/кг (199 ПДК) и меди – 149 мг/кг (49,7 ПДК). На этой пробной площадке у берез выявлено минимальное число мужских и женских сережек на побег (рис. 5, 6). Количество мужских соцветий *B. czerepanovii* в несколько раз меньше контрольных значений, особенно в 2005 г. (в 4,5 раза). Еще более значительное ингибирование выявлено по числу женских соцветий. На техногенной пустоши их количество минимально во все годы наблюдений, в 2005 и 2007 гг. – в 5 раз меньше,

чем в контроле. Получены значимые отрицательные коэффициенты корреляции между содержанием никеля в почвах и числом мужских ($r = -0,66$) и женских сережек ($r = -0,81$). Чем выше концентрации ионов никеля в почве, тем меньше мужских и женских сережек образуется на побегах *B. czerepanovii*. Известно, что никель отличается особенно высокой токсичностью и большой скоростью поступления в надземные органы, оказывая сильное влияние на рост и развитие растений [38]. Корреляционный анализ между содержанием меди в почве пробных площадок и количеством мужских и женских сережек не дал статистически значимых результатов. В.П. Бессонова [39] показала, что загрязнение среды тяжелыми металлами вызывает изменение соотношения между числом генеративных и вегетативных почек. Накопление металлов в почках приводит к снижению митотической активности клеток, снижению активности фитогормонов (особенно цитокининов). Недостаток сахаров и фитогормонов может быть ограничивающим фактором перехода меристем к генеративному морфогенезу в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами [39].

В зоне техногенного редколесья (ПП₂), при снижении содержания никеля в почве в 10 раз по сравнению с техногенной пустошью (19,4 ПДК), число мужских сережек увеличилось в несколько раз в 2005 и 2007 гг. (см. рис. 5, 6). Аналогичные результаты получены по женским соцветиям, в зависимости от года наблюдений. При этом

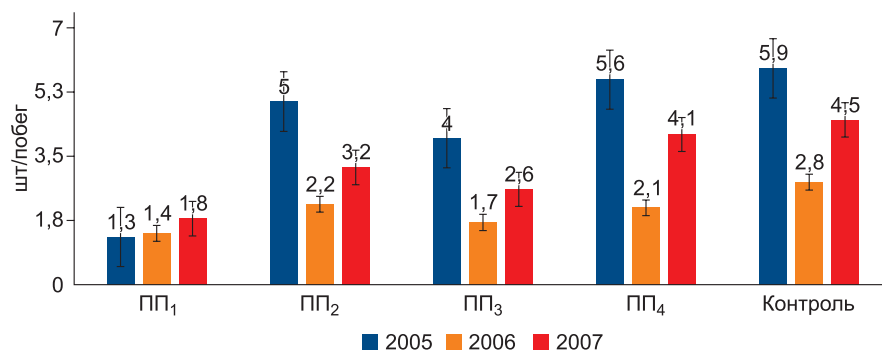


Рис. 5. Динамика числа мужских сережек *Betula czerepanovii* в окрестностях комбината «Североникель» (2005–2007 гг.).

* ПП₁–ПП₄ – пробные площадки.

Fig. 5. Dynamics of the number of male catkins of *Betula czerepanovii* (in the vicinity of the Severonikel plant (2005–2007).

* ПП₁–ПП₄ – test plots.

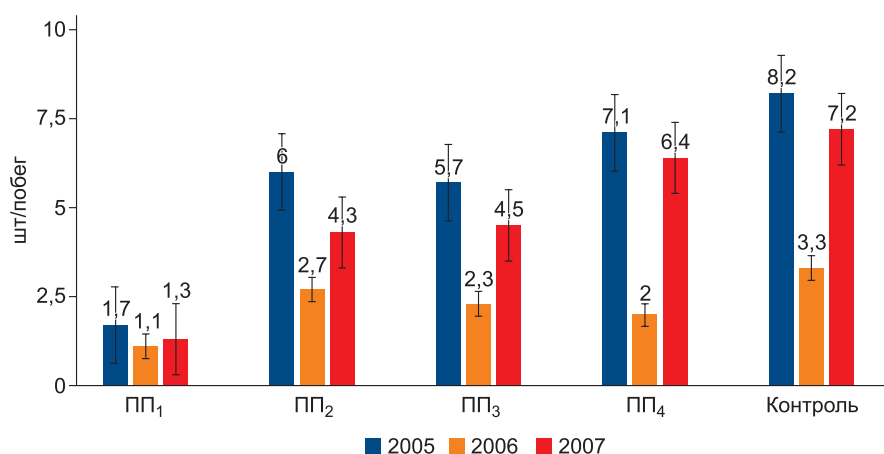


Рис. 6. Динамика числа женских сережек *Betula czerepanovii* в окрестностях комбината «Североникель» (2005–2007 гг.).

ПП₁–ПП₄ – пробные площадки.

Fig. 6. Dynamics of the number of female catkins of *Betula czerepanovii* in the vicinity of the Severonikel plant (2005–2007).

ПП₁–ПП₄ – test plots.

концентрация меди в почвах этой пробной площадки самая высокая (74 ПДК). В зоне дефолирующих лесов (ПП₃, ПП₄), где концентрация никеля в почве составляет 6,4 и 5,3 ПДК, число мужских и женских соцветий увеличивается по сравнению с техногенной пустошью. На площадке ПП₄, расположенной на удалении 30 км от комбината, количество мужских и женских сережек на побег близко к контрольным значениям (см. рис. 5, 6).

В ходе исследований выявлено, что на всех пробных площадках, кроме техногенной пустоши, у *B. czerepanovii* образуется больше женских сережек, чем мужских (см. рис. 5, 6), это может быть реакцией на техногенный стресс. Аналогичные данные получены в г. Йошкар-Ола, где в окрестностях фармацевтического завода выяв-

лено значительное увеличение количества женских сережек *Betula pendula* Roth [40].

Исследования в окрестностях «Североникеля» проводились М. Козловым и Е. Зверевой из университета г. Турку (Финляндия) [6]. Выявлено, что большая часть деревьев *B. czerepanovii* на техногенной пустоши не продуцировала ни мужских, ни женских сережек. Количество женских соцветий у берез достоверно увеличивалось на пробных площадках по мере приближения к источнику загрязнения. Корреляционный анализ показал, что число мужских и женских сережек не связано с уровнем техногенного загрязнения. По мнению авторов [6], репродуктивные процессы в популяциях *B. czerepanovii* либо обладают высокой устойчивостью к загрязнению, либо популяции, длительно находящиеся в условиях

сильного техногенного стресса, приобрели повышенную устойчивость к загрязнению вследствие элиминации в процессе естественного отбора наиболее чувствительных генотипов. Последний феномен выявлен для нескольких других видов деревьев [41, 42]. Авторы высказали гипотезу, что увеличение репродуктивных возможностей в стрессовых условиях среды может рассматриваться как адаптационная реакция растений на химическое загрязнение среды [6].

В данном исследовании получены результаты, несколько отличающиеся от данных М. Козлова и Е. Зверевой [6]. При хроническом загрязнении почв ионами никеля и меди в импактной зоне комбината «Североникель» выявлена поливариантность развития *B. czerepanovii*, что выражается в усилении репродуктивной функции у ряда особей, переходе от однодомности к двудомности и резком увеличении на них числа мужских или женских соцветий. На техногенной пустоши чрезвычайно высокие концентрации никеля и меди в почвах ингибируют репродуктивное развитие берез. В зонах техногенного редколесья и дефолирующих лесов, при снижении концентраций ионов никеля в почвах, число мужских и женских сережек на побег увеличивается, что свидетельствует об адаптации популяций *B. czerepanovii* к загрязнению среды тяжелыми металлами.

Растения высоких широт представляют большой интерес в плане изучения феномена поливариантности развития [43, 44]. Экстремальный климат Субарктики в сочетании с высоким уровнем промышленного загрязнения создает на Кольском полуострове особые модельные территории для экологических исследований. Одним из проявлений поливариантности развития является переход растений от вегетативного размножения к половому в условиях техногенного стресса. Такие данные получены у *Castilleja lapponica* (кастиллия лапландская) – эндемичного вида Восточной Фенноскандии, в ценопопуляциях в окрестностях хвостохранилищ, где складываются отходы обогащения лопарита (пос. Ревда Мурманской области) [43]. Исследования показали, что в фоновых ценопопуляциях Ловозерских тундр и в условиях загрязнения среды развитие *C. lapponica* идет по-разному. В фоновых условиях *C. lapponica* размножается в основном вегетативно, усиление партикуляции приводит к увеличению числа вегетативных особей [45]. В услови-

ях химического стресса и хронического облучения (30–60 мкр/ч) в ценопопуляции отмечается семенное возобновление. Увеличение полового размножения под воздействием загрязнения ранее было обнаружено у *Empetrum nigrum* [46], *Salix borealis* и *Salix caprea* [4]. Усиление полового воспроизводства в стрессовых условиях может быть адаптивным, поскольку семена могут распространяться в более благоприятные местообитания или сохраняться в почве [47]. Известный российский геоботаник Н.А. Матвеева [48] отмечает, что в высоких широтах значительно возрастает репродуктивный потенциал растений.

Заключение

В результате исследований выявлено, что высокие концентрации тяжелых металлов в почве техногенной пустоши ингибируют репродуктивное развитие березы Черепанова. По мере снижения концентраций никеля в почвах выявлена адаптация ценопопуляций березы к загрязнению среды тяжелыми металлами. Переход от однодомности к двудомности, увеличение числа женских репродуктивных органов в зоне хронического загрязнения можно рассматривать как поливариантность развития, когда в экстремальных для вида условиях среды реализуется его генетический потенциал. Поливариантность развития выявлена у многих аборигенных видов растений Субарктики. Под воздействием абиотических и антропогенных факторов среды наблюдается поливариантное прохождение онтогенеза, что выражается в изменении продолжительности его этапов, интенсивности ветвления, образования репродуктивных органов, переходе с вегетативного размножения на половое и т. д.

B. czerepanovii является металлоустойчивым видом, резистентным к высоким концентрациям тяжелых металлов, однако механизмы этой толерантности остаются неизвестными. Металлоустойчивость *B. czerepanovii*, поливариантность репродуктивного развития в условиях промышленного загрязнения имеют как теоретический, так и практический интерес и требуют проведения дальнейших исследований.

Литература

1. Шадрин Е.Г., Вольперт Я.Л. Нарушения стабильности развития организма как результат песси-

- мизации среды при техногенной трансформации природных ландшафтов // *Онтогенез*. 2014. Т. 45, № 3. С. 151–161. DOI: 10.7868/S0475145014030057
2. Kozlov M.V. Pollution resistance of mountain birch *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* near the copper–nickel smelter: natural selection or phenotypic acclimation // *Chemosphere*. 2005. Vol. 59. P. 189–197. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2004.11.010
3. Kozlov M.V., Haukioja E. Performance of birch seedlings replanted in heavily polluted industrial barrens of the Kola peninsula, Northwest Russia // *Restoration Ecology*. 1999. Vol. 7. P. 145–154. DOI: 10.1046/j.1526-100X.1999.72005.x
4. Zvereva E.L., Kozlov M.V. Effects of pollution-induced habitat disturbance on the response of willows to simulated herbivory // *Journal of Ecology*. 2001. Vol. 89. P. 21–30. DOI: 10.1046/j.1365-2745.2001.00509.x
5. Черенькова Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.
6. Kozlov M.V., Zvereva E.L. Reproduction of mountain birch along a strong pollution gradient near Monchegorsk, Northwestern Russia // *Environmental Pollution*. 2004. Vol. 132. P. 443–451. DOI: 10.1016/j.envpol.2004.05.018
7. Жиров В.К., Голубева Е.И., Говорова А.Ф., Хатмбаев А.Х. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере. М.: Наука, 2007. 162 с.
8. Eranen J.K. Rapid evolution towards heavy metal resistance by mountain birch around two subarctic copper – nickel smelters // *Journal of Evolutionary Biology*. 2008. Vol. 21. P. 492–501. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2007.01491.x
9. Лянгузова И.В., Мазная Е.А. Динамические тренды популяций *Vaccinium myrtillus* L. в зоне воздействия медно-никелевого комбината: результаты 20-летнего мониторинга // *Экология*. 2012. № 4. С. 261–269.
10. Василевская Н.В., Лукина Ю.М. Рост и развитие древесных растений в условиях техногенного загрязнения. Биомониторинг техногенной среды. Saarbrücken: Lambert Academic press, 2012. 173 с.
11. Василевская Н.В., Сидорчук А.В. Воздействие промышленного загрязнения комбината «Печенганикель» на динамику роста *Sorbus gorodkovii* Pojark // *Ученые записки Петрозаводского университета*. 2018. № 3. С. 28–35.
12. Дуля О.В. Эколого-генетические механизмы устойчивости травянистых растений к промышленному загрязнению Екатеринбурга: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2015. 212 с.
13. Macnair M.R. The evolution of plants in metal-contaminated environments // *Environmental Stress, Adaptation and Evolution* / eds. Bijlsma R., Loeschke V. Basel: Verlag, 1997. P. 3–24.
14. Turner A.P. The responses of plants to heavy metals // *Toxic Metals in Soil-Plant Systems* / eds. Ross S. M. Chichester: John Wiley & Sons, 1994. P. 153–187.
15. Kozlov M.V., Zvereva E.L. Does impact of point polluters affect growth and reproduction of herbaceous plants // *Water Air Soil Pollution*. 2007. Vol. 186. P. 183–194. DOI: 10.1007/s11270-007-9476-z
16. Eranen J.K., Nilsen J., Zverev V.E., Kozlov M.V. Mountain birch under multiple stressors – heavy metal-resistant populations co-resistant to biotic stress but maladapted to abiotic stress // *Journal of Evolutionary Biology*. 2009. Vol. 22. P. 840–851. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01684.x
17. Mengoni A., Gonelli C., Hakvoort H.W.Z., Bazzicalupo M., Gabrielli R., Schat H. Evolution of copper tolerance and increased expression of a 2 h – type – metallothionein gene in *Silene paradoxa* L. populations // *Plant and Soil*. 2003. Vol. 254, No. 2. P. 451–457.
18. Utriainen M.A., Karenlampi L.V., Karenlampi S.O., Schat H. Differential tolerance to copper and zinc of micropropagated birches tested in hydroponics // *New Phytologist*. 1997. Vol. 137. P. 543–549. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00840.x
19. Алексеев А.С., Мельничук И.А., Трубачева Т.А., Пименов К.А., Крюковский А.С. Проблемы озеленения п. Никель Мурманской области // *Лесной вестник*. 2010. № 1. С. 41–48.
20. Davies A. A., Perkins W. F., Howell R. Geochemical assessment of mine waste cover performance post reclamation at Park mine, Worth Wales // *Geochemistry: Exploration, Environment, Analysis*. 2016. Vol. 16. No 2. P. 127–136. DOI: 10.1144/geochem2014-320
21. Howland D.E., Oliver R.P., Davy A.J. Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula* // *New Phytologist*. 1995. Vol. 130. P. 117–124. DOI:10.1111/j.1469-8137.1995.tb01821.x
22. Grime J.P. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties* / New York: John Wiley, 2006. 456 p.
23. Hemborg A.M., Karlsson P.S. Somatic costs of reproduction in eight subarctic plant species // *Oikos*. 1998. Vol. 82. P. 149–157. DOI:10.2307/3546925
24. Gardiner A.S. Taxonomy of infraspecific variation in *Betula pubescens* Ehrh., with particular reference to the Scottish Highlands // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences*. 1984. Vol. 85. Iss. 1-2. P. 13–26.
25. Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.
26. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., Мир и семья. 1995. 990 с.
27. Ruohomaki K., Haukioja E., Repka S., Lehtila K. Leaf value: effect of damage to individual leaves on growth and reproduction of mountain birch shoots // *Ecology*. 1997. V. 78. P. 2105–2117.
28. Valkama J., Kozlov M.V. Variation in fluctuating asymmetry of mountain birch: is cold spring more stressful than pollution? // *Journal of Applied Ecology*. 2001. Vol. 38. P. 665–673.

29. *Palme A.E.* Evolutionary history and chloroplast DNA variation in plant genera: *Betula*, *Corylis* & *Salix*. Upsala: Acta Universitatis Upsaliensis, 2003. 50 p.
30. *Коропачинский Ю.И.* Естественная гибридизация и проблемы гибридизации берез Северной Азии // Сибирский экологический журнал. 2013. № 4. С. 459–479.
31. *Nordic mountain birch ecosystems. Man and the biosphere/ ed. Wiegolaski F. E. Series 27. New York: The Parthenon Publishing Group, 2001.*
32. *Henriksson J., Ruohomäki K.* Assessing costs of reproduction in mountain birch: the Importance of considering the modular level // *Annals of Botany*. 2000. Vol. 86. P. 503–510. DOI:10.1006/anbo.2000.1206
33. *Poznyakov V.Y.* The Severonikel smelter complex: history of development // *Aerial pollution in the Kola Peninsula. Proceedings of the International workshop. Apatity, 1993. P. 16–20.*
34. *Evdokimova G.A., Mozgova N.P.* Soil contamination by heavy metals in surroundings of Monchegorsk and recovering after industrial impact / *Aerial pollution in Kola Peninsula. Proceedings of the International Workshop, Apatity, 1993. P. 148–152.*
35. *Калёда В.М.* Биология плодоношения березы повислой в лесостепных районах Западной Сибири: Автореферат дисс... канд. с/х наук. Красноярск, 1985. 22 с.
36. *Косова Д.П., Василевская Н.В.* Репродуктивное развитие *Betula czerepanovii* Orlova в зоне аэротехногенного воздействия комбината «Печенганикель» // Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт. Мурманск: МГПУ, 2009. С. 130–133.
37. *Poljak I., Kajba D., Ljubic I., Idzajt M.* Morphological variability of leaves of *Sorbus domestica* L. in Croatia // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2015. Vol. 84. P. 249–259. DOI: 10.5586/asbp.2015.023
38. *Серегин И.В., Кожеевникова А.Д.* Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // *Физиология растений*. 2006. Т. 53. С. 285–308.
39. *Бессонова В.П.* Влияние загрязнения среды тяжёлыми металлами на гормональные и трофические факторы в почках кустарничковых растений // *Экология*. 1993. № 2. С. 21–26.
40. *Turmukhametova N., Shadrina E.* Changes in the Fluctuating Asymmetry of the Leaf and Reproductive Capacity of *Betula pendula* Roth Reflect Pessimization of Anthropogenically Transformed Environment // *Symmetry*. 2020. Vol. 12. P. 1970. DOI:10.3390/sym12121970
41. *Karnosky D.F., Berrang P.C., Schilz F., Bennett J.P.* Variation in natural selection for air pollution tolerance in trees // *Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations / Scholz F., Gregorius H.-R., Rudin, D. (Eds.). Berlin: Springer Verlag, 1989. P. 29–38.*
42. *Hoffman A.A., Parsons P.A.* Evolutionary Genetics and Environmental Stress. New York: Oxford University Press. 1991. 284 p.
43. *Василевская Н.В.* Поливариантность онтогенетических процессов растений в условиях высоких широт. Мурманск: МГПУ, 2007. 230 с.
44. *Василевская Н.В.* Экология растений Арктики. Мурманск: МГПУ, 2014. 187 с.
45. *Похилько А.А.* Сем. *Scrophulariaceae* // Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1993. С. 81–92.
46. *Mutikainen P., Ojala A.* Simulated herbivory and air pollution: growth and reproduction of an evergreen dwarf shrub *Empetrum nigrum* // *Acta Oecologica*. 1993. Vol. 14. P. 771–780.
47. *Saikkonen K., Koivunen S., Vuorisalo T., Mutikainen P.* Interactive effects of pollination and heavy metals on resource allocation in *Potentilla anserina* // *Ecology*. 1998. Vol. 79. P. 1620–1629. DOI: 10.1890/0012-9658(1998)079[1620:IEОРАН]2.0.CO;2
48. *Матвеева Н.В.* Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 218 с.

Поступила в редакцию 14.06.2021
Принята к публикации 22.07.2021

Об авторе

ВАСИЛЕВСКАЯ Наталья Владимировна, доктор биологических наук, профессор, Мурманский арктический государственный университет, 183038, Мурманск, ул. Капитана Егорова, 15, Россия, <https://orcid.org/0000-0002-6926-9353>, n.v.vasilevskaya@gmail.com.

Информация для цитирования

Василевская Н.В. Поливариантность репродуктивного развития *Betula czerepanovii* Orlova в условиях техногенного стресса // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2021, Т. 26, № 3. С. 100–111. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2021-26-3-100-111>

Polyvariance of reproductive development of *Betula czerepanovii* Orlova under the conditions of technogenic stress

N.V. Vasilevskaya

Murmansk Arctic State University, Murmansk, Russia
n.v.vasilevskaya@gmail.com

Abstract. The aim of the study is to conduct a research on reproductive development of *Betula czerepanovii* Orlova in the impact zone of the Severonikel plant (Murmansk region). The gross content of heavy metals (Ni, Cu, Pb, Cd) in the soil of test plots is determined by atomic absorption spectrophotometer. Inhibition of the birch trees reproduction is observed only on the technogenic wasteland (3 km from Severonikel) with very high concentrations of nickel (795 mg/kg) and copper (149 mg/kg) in the soil. Significant correlation coefficients between concentration of nickel in the soil and the number of male and female inflorescences of *B. czerepanovii* are obtained. The number of female catkins, formed under the conditions of chronic pollution by heavy metals, is larger than the number of male catkins. At all test sites, a transition of some birch trees (20–40 %) from monoeciousness to dioecia is demonstrated: a very large number of only male or female catkins is developing on them. Cenopopulations of *B. czerepanovii* are adapted to pollution in technogenic open woodland (8 km from Severonikel) and defoliating forest (20–30 km) with a decrease of Ni concentration in the soil to several MPC. It is shown that *B. czerepanovii* is a metal-resistant species. The hypothesis of the polyvariance of development of plants under the conditions of industrial pollution is formulated.

Keywords: *Betula czerepanovii*, Subarctic, heavy metals, reproduction, polyvariance.

Acknowledgements. Author expressed deep gratitude to Yulia Mikhaylovna Loskutova, Cand. Sci in Biology, for participation in the studies.

References

1. Shadrina E.G., Vol'pert Ya.L. Developmental Instability of the Organism as a Result of Pessimization of Environment under Anthropogenic Transformation of Natural Landscapes // Russian Journal of Developmental Biology. 2014. Vol. 45, No. 3. P. 117–126. DOI: 10.1134/S1062360414030059
2. Kozlov M.V. Pollution resistance of mountain birch *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* near the copper–nickel smelter: natural selection or phenotypic acclimation // Chemosphere. 2005. Vol. 59. P. 189–197. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2004.11.010
3. Kozlov M.V., Haukioja E. Performance of birch seedlings replanted in heavily polluted industrial barrens of the Kola peninsula, Northwest Russia // Restoration Ecology. 1999. Vol. 7. P. 145–154. DOI: 10.1046/j.1526-100X.1999.72005.x
4. Zvereva E.L., Kozlov M.V. Effects of pollution-induced habitat disturbance on the response of willows to simulated herbivory // Journal of Ecology. 2001. Vol. 89. P. 21–30. DOI: 10.1046/j.1365-2745.2001.00509.x
5. Chernenkova T.V. Reaktsiya lesnoy rastitelnosti na promyshlennoe zagryaznenie. Moskva: Nauka. 2002. 191 p.
6. Kozlov M.V., Zvereva E.L. Reproduction of mountain birch along a strong pollution gradient near Monchegorsk, Northwestern Russia // Environmental Pollution. 2004. Vol. 132. P. 443–451. DOI: 10.1016/j.envpol.2004.05.018
7. Zhiron V.K., Golubeva E.I., Govorova A.F., Khaitbaev A.Kh. Strukturno-funktsionalnye izmeneniya rastitelnosti v usloviyakh tekhnogennoy zagryazneniya na Kraynem Severe. Moskva: Nauka, 2007. 162 p.
8. Eranen J.K. Rapid evolution towards heavy metal resistance by mountain birch around two subarctic copper – nickel smelters // Journal of Evolutionary Biology. 2008. Vol. 21. P. 492–501. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2007.01491.x
9. Lyanguzova I.V., Maznaya E.A. Dinamicheskie trendy populyatsiy *Vaccinium myrtillus* L. v zone vozdeystviya medno-nikelevogo kombinata: rezultaty 20-letnego monitoringa // Ekologiya. 2012. No. 4. P. 261–269.
10. Vasilevskaya N.V., Lukina Yu.M. Rost i razvitie drevesnykh rasteniy v usloviyakh tekhnogennoy zagryazneniya. Biomonitoring tekhnogennoy sredy. Saarbrücken: Lambert Academic press, 2012. 173 p.
11. Vasilevskaya N.V., Sidorchuk A.V. Vozdeystvie promyshlennogo zagryazneniya kombinata Pechengani- kel na dinamiku rosta *Sorbus gorodkovii* Pojark // Uchenye zapiski Petrozavodskogo Universiteta. 2018. No. 3. P. 28–35.

12. *Dulya O.V.* Ekologo-geneticheskie mekhanizmy ustoychivosti travyanistyykh rasteniy k promyshlennomy zagryazneniyu Ekaterinburga: Diss... kand. biol. nauk. Ekaterinburg, 2015. 212 p.
13. *Macnair M.R.* The evolution of plants in metal-contaminated environments // *Environmental Stress, Adaptation and Evolution* / eds. Bijlsma R., Loeschcke V. Basel: Verlag, 1997. P. 3–24.
14. *Turner A.P.* The responses of plants to heavy metals // *Toxic Metals in Soil-Plant Systems* / eds. Ross S. M. 1994. Chichester: John Wiley & Sons. P. 153–187.
15. *Kozlov M.V., Zvereva E.L.* Does impact of point polluters affect growth and reproduction of herbaceous plants // *Water Air Soil Pollution*. 2007. Vol. 186. P. 183–194. DOI: 10.1007/s11270-007-9476-z
16. *Eranen J.K., Nilsen J., Zverev V.E., Kozlov M.V.* Mountain birch under multiple stressors – heavy metal-resistant populations co-resistant to biotic stress but maladapted to abiotic stress // *Journal of Evolutionary Biology*. 2009. Vol. 22. P. 840–851. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01684.x
17. *Mengoni A., Gonelli C., Hakvoort H.W.Z., Bazzicalupo M., Gabrielli R., Schat H.* Evolution of copper tolerance and increased expression of a 2 h – type – metallothionein gene in *Silene paradoxa* L. populations // *Plant and Soil*. 2003. Vol. 254, No. 2. P. 451–457.
18. *Utriainen M.A., Karenlampi L.V., Karenlampi S.O., Schat H.* Differential tolerance to copper and zinc of micropropagated birches tested in hydroponics // *New Phytologist*. 1997. Vol. 137. P. 543–549. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00840.x
19. *Alekseev A.S., Melnichuk I.A., Trubacheva T.A., Pimenov K.A., Kryukovsky A.S.* Problemy ozeleneniya poselka Nikel Murmanskoy oblasti // *Lesnoy vestnik*. 2010. No. 1. P. 41–48.
20. *Davies A. A., Perkins W. F., Howell R.* Geochemical assessment of mine waste cover performance post reclamation at Park mine, Worth Wales // *Geochemistry: Exploration, Environment, Analysis*. 2016. Vol. 16, No 2. P. 127–136. DOI: 10.1144/geochem2014-320
21. *Howland D.E., Oliver R.P., Davy A.J.* Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula* // *New Phytologist*. 1995. Vol. 130. P. 117–124. DOI:10.1111/j.1469-8137.1995.tb01821.x
22. *Grime J.P.* Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties. New York: John Wiley, 2006. 456 p.
23. *Hemborg A.M., Karlsson P.S.* Somatic costs of reproduction in eight subarctic plant species // *Oikos*. 1998. Vol. 82. P. 149–157. DOI:10.2307/3546925
24. *Gardiner A.S.* Taxonomy of infraspecific variation in *Betula pubescens* Ehrh., with particular reference to the Scottish Highlands // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences*. 1984. Vol. 85. Iss. 1-2. P. 13–26.
25. *Ermakov V.I.* Mekhanizmy adaptatsii berezy k usloviyam Severa. Leningrad: Nauka. 1986. 144 p.
26. *Cherepanov S.K.* Sosudistye rasteniya Rossii i so-predelnykh gosudarstv. Sankt Petersburg: Mir i semya, 1995. 990 p.
27. *Ruohomaki K., Haukioja E., Repka S., Lehtila K.* Leaf value: effect of damage to individual leaves on growth and reproduction of mountain birch shoots // *Ecology*. 1997. V. 78. P. 2105–2117.
28. *Valkama J., Kozlov M.V.* Variation in fluctuating asymmetry of mountain birch: is cold spring more stressful than pollution? // *Journal of Applied Ecology*. 2001. Vol. 38. P. 665–673.
29. *Palme A.E.* Evolutionary history and chloroplast DNA variation in plant genera: *Betula*, *Corylus* & *Salix*. Upsala: Acta Universitatis Upsaliensis. 2003. 50 p.
30. *Koropachinskiy Yu.I.* Estestvennaya gibridizatsiya i problemy gibridizatsii berez Severnoy Azii // *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal*. 2013. No. 4. P. 459–479.
31. *Nordic mountain birch ecosystems. Man and the biosphere* / ed. Wiegolaski F. E. Series 27. New York: The Parthenon Publishing Group, 2001.
32. *Henriksson J., Ruohomäki K.* Assessing costs of reproduction in mountain birch: the Importance of considering the modular level // *Annals of Botany*. 2000. Vol. 86. P. 503–510. DOI:10.1006/anbo.2000.1206
33. *Poznyakov V.Y.* The Severonikel smelter complex: history of development // *Aerial pollution in the Kola Peninsula. Proceedings of the International workshop*. Apatity, 1993. P. 16–20.
34. *Evdokimova G.A., Mozgova N.P.* Soil contamination by heavy metals in surroundings of Monchegorsk and recovering after industrial impact // *Aerial pollution in Kola Peninsula. Proceedings of the International Workshop*, Apatity, 1993. P. 148–152.
35. *Kaleda V.M.* Biologiya plodonosheniya berezy povisloy v lesostepnykh rayonakh Zapadnoy Sibiri: Avtoreferat diss... kand. selskokhoz. nauk. Krasnoyarsk. 1985. 22 p.
36. *Kosova D.P., Vasilevskaya N.V.* Reproaktivnoe razvitiye *Betula cherepanovii* Orlova v zone aerotekhnogennogo vozdeystviya kombinata Pechenganikel // *So-khraneniye biologicheskogo raznoobraziya nazemnykh i morskikh ecosystem v usloviyakh vysokikh shirot*. Murmansk: MGPU. 2009. P. 130 – 133.
37. *Poljak I., Kajba D., Ljubic I., Idzajt M.* Morphological variability of leaves of *Sorbus domestica* L. in Croatia // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2015. Vol. 84. P. 249–259. DOI: 10.5586/asbp.2015.023
38. *Seregin I.V., Kozhevnikova A.D.* Fiziologicheskaya rol' nikelya i ego toksicheskoe deystvie na vysshie rasteniya // *Fiziologiya rasteniy*. 2006. Vol. 53. P. 285–308.
39. *Bessonova V.P.* Vliyanie zagryazneniya sredy tyazhelyimi metallami na gormonalnye i troficheskie faktory v pochkhakh kustarnikovyykh rasteniy // *Ekologiya*. 1993. No. 2. P. 21–26.
40. *Turmukhametova N., Shadrina E.* Changes in the Fluctuating Asymmetry of the Leaf and Reproductive Ca-

capacity of *Betula pendula* Roth Reflect Pessimization of Anthropogenically Transformed Environment // *Symmetry*. 2020. Vol. 12. P. 1970. DOI:10.3390/sym12121970

41. Karnosky D.F., Berrang P.C., Schilz F., Bennett J.P. Variation in natural selection for air pollution tolerance in trees // *Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations* / Scholz F., Gregorius H.-R., Rudin, D. (Eds.). Berlin: Springer Verlag, 1989. P. 29–38.

42. Hoffman A.A., Parsons P.A. *Evolutionary Genetics and Environmental Stress*. New York: Oxford University Press. 1991. 284 p.

43. Vasilevskaya N.V. Polivariantnost ontogeneticheskikh protsessov v usloviyakh vysokikh shirot. Murmansk: MGPU. 2007. 230 p.

44. Vasilevskaya N.V. *Ekologiya rasteniy Arktiki*. Murmansk: MGPU. 2014. 187 p.

45. Pokhilko A.A. Semeystvo *Scrophulariaceae* // *Biologicheskaya flora Murmanskoy oblasti*. Apatity, 1993. P. 81–92.

46. Mutikainen P., Ojala A. Simulated herbivory and air pollution: growth and reproduction of an evergreen dwarf shrub *Empetrum nigrum* // *Acta Oecologica*. 1993. Vol. 14. P. 771–780.

47. Saikkonen K., Koivunen S., Vuorisalo T., Mutikainen P. Interactive effects of pollination and heavy metals on resource allocation in *Potentilla anserina* // *Ecology*. 1998. Vol. 79. P. 1620–1629. DOI: 10.1890/0012-9658(1998)079[1620:IEOPAH]2.0.CO;2

48. Matveeva N.V. *Zonalnost v rastitelnom pokrove Arktiki*. Sankt Petersburg. 1998. 218 p.

About the author

VASILEVSKAYA, Natalia Vladimirovna, Dr. Sci. (Biology), professor, Murmansk Arctic State University, 15 Captain Egorov st., Murmansk, 183038, Russia, <https://orcid.org/0000-0002-6926-9353>, n.v.vasilevskaya@gmail.com.

Citation

Vasilevskaya N.V. Polyvariance of the reproductive development of *Betula czerepanovii* Orlova under the conditions of technogenic stress // *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2021, Vol. 26, No. 3. pp. 100–111. (In Russ.) <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2021-26-3-100-111>