

Экология

УДК 57.014

<https://doi.org/10.31242/2618-9712-2022-27-3-423-433>

Онтогенетические реакции мезоструктуры листьев *Betula nana* L. на техногенный стресс в условиях Арктики

Н. В. Василевская, В. В. Стружко

Мурманский Арктический государственный университет, г. Мурманск, Российская Федерация

✉ n.v.vasilevskaya@gmail.com

Аннотация

В статье представлены результаты исследований показателей мезоструктуры в онтогенезе листьев карликовой березы (*Betula nana* L.), произрастающей в окрестностях промышленных предприятий г. Мурманск. Выявлены признаки ксероморфности листьев *B. nana*: утолщение верхней и нижней эпидермы, листовой пластинки, губчатой паренхимы. В онтогенезе листьев уменьшается толщина палисадного мезофилла и снижается индекс палисадности. В результате обработки данных однофакторным дисперсионным анализом показано, что техногенное загрязнение влияет на длину палисадных клеток листа *B. nana* в июне и июле ($p \leq 0,0005$) и не оказывает воздействия в августе ($p \leq 0,1$). Достоверных различий размеров клеток губчатого мезофилла не выявлено, что свидетельствует об увеличении толщины губчатого слоя и листовой пластинки за счет числа периклиальных делений клеток и увеличения объема межклетников. Полученные данные являются подтверждением неспецифической реакции ассимиляционного аппарата берез на действие стрессовых факторов. Онтогенетические изменения показателей мезоструктуры *B. nana* рассматриваются как адаптивные реакции на техногенный стресс, обеспечивающие снижение транспирации и оптимальный фотосинтез в условиях загрязнения среды арктического города. Карликовая береза может быть использована как объект биомониторинга качества окружающей среды промышленных территорий Арктики и Субарктики.

Ключевые слова: *Betula nana*, мезофилл, онтогенез, техногенный стресс, Арктика

Для цитирования: Василевская Н.В., Стружко В.В. Онтогенетические реакции мезоструктуры листьев *Betula nana* L. на техногенный стресс в условиях Арктики. *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2022;27(3):423–433. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2022-27-3-423-433>

Ontogenetic reactions of the mesostructure of leaves of *Betula nana* L. on the technogenic stress in the Arctic

N. V. Vasilevskaya, V. V. Struzhko

Murmansk Arctic State University, Murmansk, Russian Federation

✉ n.v.vasilevskaya@gmail.com

Abstract

The article presents the results of studies of indicators of mesostructure in the ontogeny of leaves of dwarf birch (*Betula nana* L.), which grows under the influence of emissions of industrial enterprises of the city of Murmansk. Signs of xeromorphism of *B. nana* leaves were revealed: thickening of the upper and lower epidermis, leaf blade, spongy parenchyma. In the leaf ontogenesis, the thickness of the palisade mesophyll and the palisade index decreases. As a result of data processing by analysis of variance, it was found that technogenic pollution effects on the length of palisade cells of the leaves of *B. nana* in June and July ($p \leq 0.0005$) and does not affect in August ($p \leq 0.1$). There were no significant differences in the sizes of cells of the spongy mesophyll in the samples, which indicates an increase of the thickness of the spongy layer and leaf blade due to the number of periclinal cell divisions and increase of the volume of intercellular spaces. The obtained data confirm the nonspecific reaction of the assimilation apparatus of birch trees on the influence of stress environmental factors. The ontogenetic reactions of indicators of the mesostructure of *B. nana* are considered as adaptive responses to technogenic stress, providing the decrease in transpiration and optimal

photosynthesis under conditions of environmental pollution of the Arctic city. Dwarf birch can be used as an object for biomonitoring of environmental quality in the industrial areas of the Arctic and Subarctic.

Keywords: *Betula nana* L., mesophyll, ontogeny, technogenic stress, Arctic

For citation: Vasilevskaya N.V., Struzhko V.V. Ontogenetic reactions of the mesostructure of leaves of *Betula nana* L. on the technogenic stress in the Arctic. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2022;27(3):423–433. (In Russ.) <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2022-27-3-423-433>

Введение

В последние десятилетия в Российской Арктике отмечается изменение климата и увеличение антропогенного воздействия вследствие активного развития промышленности, транспорта и логистики, разведки углеводородов и газа [1]. Арктические растения реагируют на изменение окружающей среды комплексом структурных и физиологических реакций ассимиляционных органов [2–7]. В условиях техногенного загрязнения среды происходит ксероморфизация листьев, что проявляется в изменении размеров листовых пластинок, клеток, толщины эпидермы и мезофилла [8–11]. Исследования воздействия промышленного загрязнения на анатомическую структуру гипоарктических видов растений промышленных зон и урбанизированных

территорий Арктики и Субарктики имеют особую актуальность, однако такие работы единичны [10–12]. Изучена мезоструктура листьев карликовой березы в природных тундровых и горно-тундровых популяциях [6, 7, 13, 14], однако в условиях техногенного загрязнения такие исследования не проводились.

Цель работы – изучение воздействия промышленного загрязнения г. Мурманск на динамику показателей мезоструктуры в онтогенезе листьев *Betula nana* L.

Материалы и методы исследования

Betula nana L. (карликовая береза) – арктический циркумполярный кустарник, нанофанерофит и хамефит [15], ключевой вид субарктических кустарниковых сообществ. Характеризуется высокой пластичностью и разнообразием жизненных форм от прямостоячего кустарника до стланика. Листья *B. nana* отличаются от остальных видов берез как формой, так и карликовыми размерами: округлые, кожистые, глянцеватые (рис. 1).

Популяции *B. nana* являются климатическими реликтами, фрагментированными из-за потепления климата и антропогенного загрязнения [16], на их распространение большое влияние оказывает среднегодовая температура [17]. В Германии, Польше, Чехии, Белоруссии, Литве, Великобритании вид находится под угрозой исчезновения. Карликовая береза широко распространена в арктической Скандинавии, Исландии, Гренландии, Северной Америке. В Российской Арктике обычна на Кольском полуострове, юге Канина Носа, в низовьях Пешы, Тиманской и Малоземельской тундрах, в низовьях Печоры, на востоке Большеземельской тундры, Полярном Урале и Ямале, в низовьях Оби и Енисея [18]. В умеренно северных районах приатлантической Арктики образует ерниковые заросли в южной части тундровой зоны. В Мурманской области растет в горных и низинных тундрах, в сырых сфагновых елово-березовых лесах и на болотах [15].

Betula nana филогенетически молодой вид, его происхождение связано с низкими темпера-



Рис. 1. *Betula nana* L. в г. Мурманск.

Fig. 1. *Betula nana* L. in Murmansk.

турами среды в ледниковый период [19]. Согласно гипотезе, подтвержденной генетическим анализом пластидной ДНК, *B. nana* распространилась в Евразии из двух основных рефугиумов, расположенных к югу и востоку от северо-европейских ледников [20]. Позднеледниковый период был для нее климатически благоприятным, в межледниковом Голоцене произошли резкие экологические изменения и карликовая береза исчезла из многих районов [21]. Современное широкое распространение вида в арктической зоне свидетельствует о его экологической пластичности [13]. Известно, что для рода *Betula* характерна интенсивная гибридизация, которая обуславливает полиморфизм видов [22], на Севере этому способствуют низкие температуры [23]. *Betula nana* часто образует гибриды как филогенетически молодой вид, имеющий несбалансированный геном [24]. В северных широтах, в верхних высотных поясах наблюдается гибридизация диплоидной *B. nana* ($2n = 28$) с тетраплоидной *Betula pubescens* ($2n = 56$) [4]. Отмечено большое сходство *B. nana* с *B. pubescens* по составу флавоноидов и аллелям ядерной ДНК [25]. На основе исследований ядерного генома и пластидной ДНК получены доказательства гибридизации между *B. nana* и *B. pubescens* в популяциях по всей Европе и Северной Америке [20]. Гибридизация и адаптивная интрогрессия, часто встречающиеся в роду *Betula* [26], могут играть важную роль в колонизации новых мест обитания.

Исследования проведены в г. Мурманск – морском порту России, расположенном в 300 километрах севернее Полярного круга ($68^{\circ}58'$ с. ш.; $33^{\circ}05'$ в. д.). Город находится в Атлантико-Арктической зоне умеренного климата, который формируется под влиянием теплого Северо-Атлантического течения Баренцева моря. Среднегодовая температура воздуха $+1,1^{\circ}\text{C}$, средняя температура зимы $-7,2^{\circ}\text{C}$, лета $+11,1^{\circ}\text{C}$ [27]. Продолжительность полярной ночи 44 дня, полярного дня – 62. Суммарное количество осадков в Мурманске – 500 мм/год. Источниками загрязнения атмосферы являются мурманские ТЭЦ, Мурманский морской торговый порт, завод по термической обработке твердых бытовых отходов (ТО ТБО), 35-й судоремонтный завод АО ЦС «Звездочка». Основные загрязнители: токсичные металлы, нефть, полициклические ароматические углеводороды и летучие вещества (SO_2 и NO_2) [28]. В последние годы увеличился объем

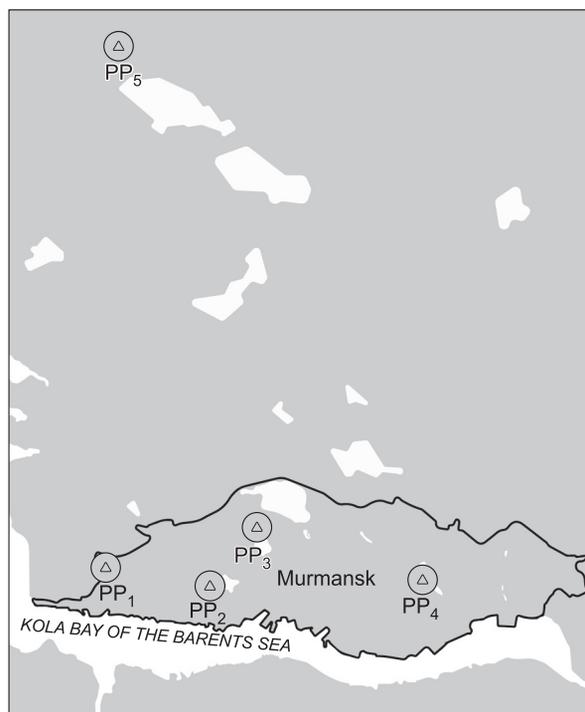


Рис. 2. Расположение экспериментальных площадок на территории г. Мурманск. PP₁ – 35-й завод, PP₂ – Морской порт, PP₃ – ТО ТБО, PP₄ – ул. Героев Рыбачьего. PP₅ – контроль.

Fig. 2. Location of the experimental sites in Murmansk. PP₁ – 35 Plants, PP₂ – Sea Port, PP₃ – Incineration plant, PP₄ – Heroev Rybachego Street. PP₅ – Control.

пылевых выбросов при дроблении и перевалке угля открытым способом Мурманским морским торговым портом.

В полевой сезон 2018 г. в различных районах г. Мурманск с севера на юг заложено четыре пробных площадки (рис. 2). PP₁ – «35-й завод» расположена на ул. Лобова, в 400 м от 35-го судоремонтного завода «Звездочка», рядом с железной дорогой и котельной «Роста», работающей на мазуте. PP₂ – «Морской порт» находится в окрестностях оз. Семеновское, в 953 м от Мурманского морского торгового порта. PP₃ – «ТО ТБО», в окрестностях оз. Среднее, в 373 м от завода по термической обработке твердых бытовых отходов. PP₄ расположена на ул. Героев Рыбачьего, рядом с автомобильной дорогой и гаражным кооперативом. Контрольная площадка заложена на 35-м километре Серебрянского шоссе, в северном направлении от города, в 200 м от автотрассы.

На каждой пробной площадке промаркированы 10 кустарников карликовой березы. В конце июня, июля и августа собирались листья ($N = 50$) и фиксировались в растворе FAA. Исследование

мезофилла проводили методом световой микроскопии на поперечных срезах листьев при увеличении в 400 раз, с помощью окулярмикрометра. Изучены показатели: толщина верхней и нижней эпидермы, листовой пластинки, палисадного и губчатого мезофилла, длина и ширина палисадных и губчатых клеток. Индекс палисадности определяли как соотношение толщины палисадной ткани к губчатой. В каждой пробе исследованы анатомические показатели 10 листьев ($N = 50$). Экспериментальные данные обработаны с помощью общепринятых методов вариационной статистики, в том числе однофакторным дисперсионным анализом. Результаты считались достоверными при $p \leq 0,0005$.

Результаты и обсуждение

Анатомические исследования показали, что листья *B. nana* имеют дорсовентральное строение, с однорядным слоем палисадных клеток и многослойной губчатой паренхимой (рис. 3).

Карликовая береза является типичным гелиофитом, как и большинство тундровых растений [5]. Хорошо выражены верхняя и нижняя эпидерма, различающиеся по своему строению. Адаксиальная эпидерма крупноклеточная, сформирована слизеобразующими клетками, в верхней половине которых оптически плотное вещество, в нижней – светлое, в виде слизи [13]. Эпидерма абаксиальной стороны листа однослойная,

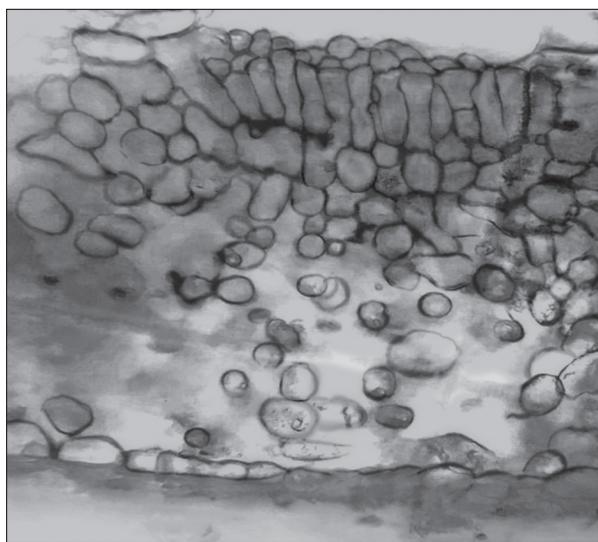


Рис. 3. Мезофилл листа *Betula nana* в окрестностях судоремонтного завода «Звездочка».

Fig. 3. Mesophyll of the leaf of *Betula nana* in the vicinity of the Zvyozdochka shipyard.

в ней не наблюдается разделения содержимого клеток. Клетки губчатой паренхимы располагаются под палисадным мезофиллом компактно, в центре и нижней части листа очень рыхло, образуя крупные межклетники (см. рис. 3).

В результате исследований верхней эпидермы в онтогенезе листьев *B. nana* получено, что в июне в окрестностях промышленных предприятий г. Мурманск рост эпидермальных клеток ингибирован, их высота меньше, чем в контроле, на 21–24 % (рис. 4). На ул. Героев Рыбачьего величина показателя аналогична контролю. В июле выявлено значительное утолщение верхней эпидермы листьев карликовой березы около Морского торгового порта (на 19 %) и мусоросжигательного завода (на 29 %) по сравнению с контролем, в августе на этих площадках высота эпидермальных клеток увеличивается незначительно (см. рис. 4). В окрестностях 35-го завода ингибирующий эффект пролонгирован и интенсивное утолщение верхней эпидермы происходит только к концу вегетации (см. рис. 4). Все результаты достоверны ($p \leq 0,0001$).

Толщина нижней эпидермы листьев *B. nana* в июне на площадках около промышленных предприятий меньше, чем в контроле, на 21–24 % (рис. 5). Аналогичное ингибирование роста клеток верхней и нижней эпидермы было обнаружено на начальных этапах онтогенеза листьев *Acer platanoides* L в импактной зоне сталелитейного завода «Kremikovtzi» в Софийской долине (Болгария) [29]. В июле в г. Мурманск выявлен рост клеток абаксиальной эпидермы листьев карликовой березы на всех пробных площадках, однако, только в окрестностях мусоросжигательного завода значения показателя превышали контроль (см. рис. 5). В августе утолщение нижней эпидермы продолжалось только в окрестностях судоремонтного и мусоросжигательного заводов, высота клеток превосходила контроль на 20 %. На ул. Героев Рыбачьего, где нет промышленных объектов, значения показателя в онтогенезе листа близки к контролю (см. рис. 5). Результаты достоверны, $p \leq 0,0001$. Исследования показали, что к концу вегетационного сезона верхняя эпидерма листьев *B. nana* на всех пробных площадках г. Мурманск утолщена больше, чем нижняя. Это подтверждает результаты исследований *Vaccinium myrtillus* в окрестностях мусоросжигательного завода г. Мурманск [12]. Ряд ученых отмечает, что под воздействием техногенного стресса эпидерма листьев становится тол-

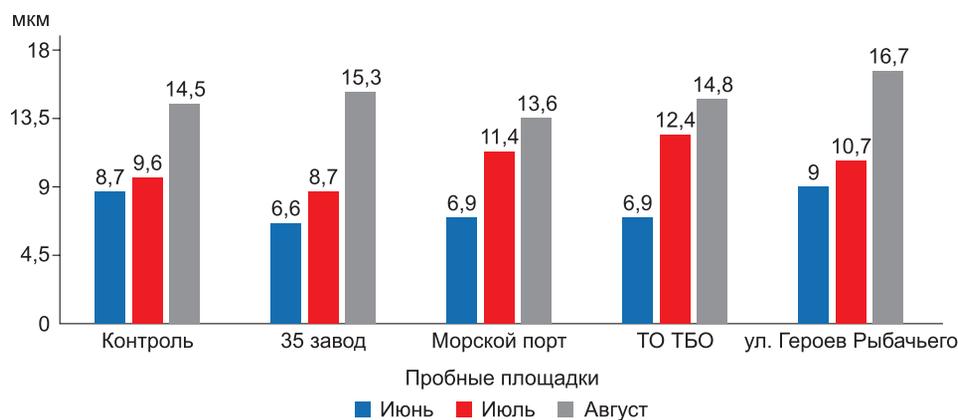


Рис. 4. Динамика изменения толщины верхней эпидермы листа *Betula nana* (мкм).

Fig. 4. The dynamics of changes of the thickness of the upper epidermis of *Betula nana*, μm .

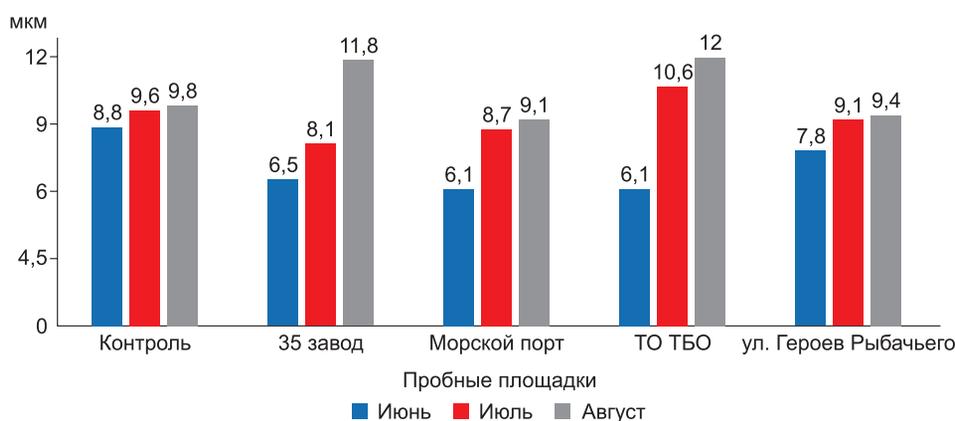


Рис. 5. Динамика изменения толщины нижней эпидермы листа *Betula nana* (мкм).

Fig. 5. The dynamics of changes of the thickness of the lower epidermis of the leaf of *Betula nana*, μm .

ще [30], это является адаптацией к низкой влажности и направлено на предотвращение потери воды [31].

Толщина листа *B. nana* в образцах всех пробных площадок г. Мурманск превышает контрольные значения на всех этапах его онтогенеза ($p \leq 0,0002$). В июне и июле интенсивное утолщение листовых пластинок выявлено на ул. Героев Рыбачьего, в окрестностях судоремонтного и мусоросжигательного заводов (рис. 6). В августе – только около Мурманского морского торгового порта и завода ТО ТБО. Известно, что рост листа в толщину находится под сильным генетическим контролем [32], но при воздействии поллютантов и абиотических факторов он усиливается [7, 10, 33, 34]. Утолщение листьев было выявлено у *Betula czerepanovii* в импактной зоне комбината «Североникель» (г. Мончегорск) [10], *Vaccinium myrtillus* в окрестностях мусоросжигательного завода Мурманска [12].

В экспериментах в Абиско (Северная Швеция), у *B. nana* лист утолщался на 13 % с повышением температуры на 3–4 °C [7]. Утолщение листа является признаком ксероморфности и адаптивной реакцией, ограничивающей влияние стрессового фактора [11]. При этом внутренняя фотосинтетическая поверхность увеличивается и поддерживает оптимальную интенсивность фотосинтеза.

Толщина слоя палисадных клеток листьев *B. nana* в июне в окрестностях Мурманского морского порта (на 24 %) и завода по переработке ТБО (на 15 %) меньше, чем в контроле (рис. 7). Около судоремонтного завода и на ул. Героев Рыбачьего в начале онтогенеза листьев значения аналогичны контролю. На всех площадках, кроме окрестностей морского порта, где отмечается сильное запыление, выявлено снижение толщины палисадного мезофилла в онтогенезе листьев ($p \leq 0,0002$) (см. рис. 7).

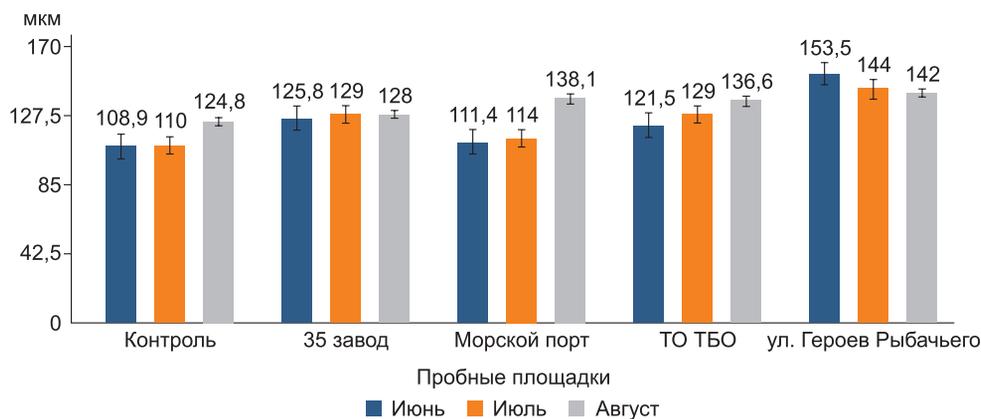


Рис. 6. Динамика изменения толщины листа *Betula nana* (мкм).

Fig. 6. The dynamics of changes of thickness of the leaf of *Betula nana*, μm .

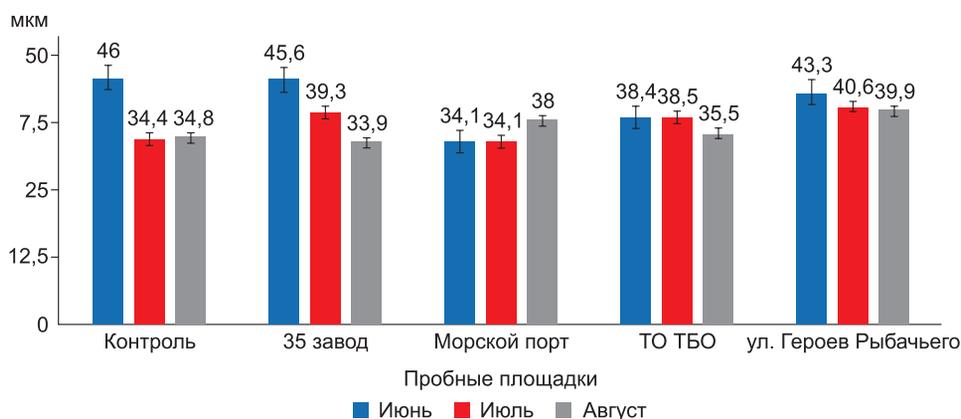


Рис. 7. Динамика изменения толщины палисадного мезофилла *Betula nana* (мкм).

Fig. 7. The dynamics of changes in the thickness of the palisade mesophyll of *Betula nana*, μm .

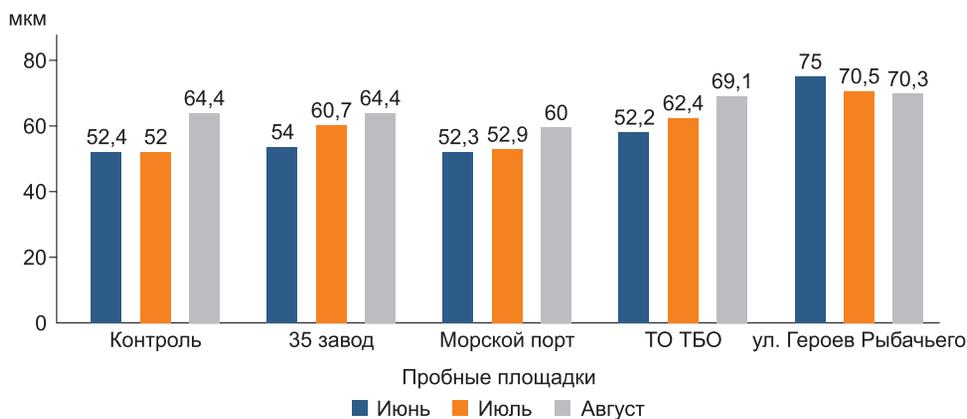


Рис. 8. Динамика изменений толщины губчатого мезофилла *Betula nana* (мкм).

Fig. 8. The dynamics of changes in the thickness of the spongy mesophyll of *Betula nana*, μm .

Толщина губчатого мезофилла в июне близка к контролю на всех площадках, кроме ул. Героев Рыбачьего (рис. 8). В июле губчатая паренхи-

ма утолщалась в окрестностях судоремонтного и мусоросжигательного заводов, в августе – около промышленных предприятий и в контроле.

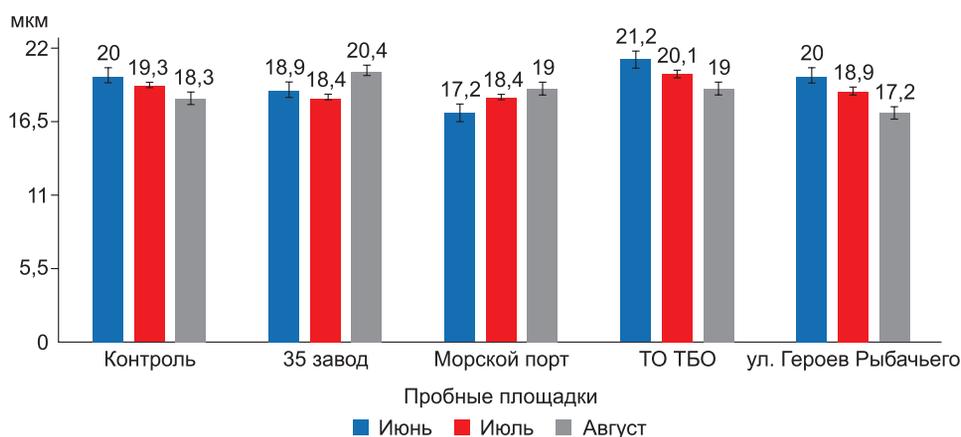


Рис. 9. Динамика изменения длины клеток палисадного мезофилла *Betula nana* (мкм).

Fig. 9. The dynamics of change of cell length of the palisade mesophyll of *Betula nana*, µm.

Исследования показали, что соотношение палисадной и губчатой паренхимы изменяется в онтогенезе листьев *B. nana*. В окрестностях судоремонтного и мусоросжигательного заводов, ул. Героев Рыбачьего и в контроле выявлено уменьшение толщины палисадного мезофилла к концу августа. Это подтверждается снижением индекса палисадности (соотношение толщины палисадной и губчатой ткани) в процессе онтогенетического развития листа (см. таблицу).

Изменение пространственной структуры мезофилла листа является основой формирования адаптивных реакций [34, 35]. У различных видов растений в ответ на действие одних и тех же экологических факторов изменяются разные структурные параметры мезофилла [35]. Результаты исследований *B. nana* в Мурманске во многом отличаются от данных по другим видам берез в импактных районах [10, 36, 37]. В окрестностях комбината «Североникель» у *B. czerepanovii* происходит утолщение палисадного мезофилла и увеличение индекса палисадности [10]. В Башкортостане у *B. pendula* на отвалах горно-обогатительных комбинатов выявлено увеличение

толщины листа за счет столбчатого и губчатого мезофилла [36, 37]. Аналогичные результаты получены для *B. pendula* на золоотвалах Среднеуральской ГРЭС (г. Екатеринбург) [38]. В то же время, Н.Н. Егоровой [36] показано, что в онтогенезе листьев *B. pendula* в зоне воздействия тяжелых металлов в Предуралье на некоторых экспериментальных площадках происходило утолщение губчатой паренхимы почти в 2 раза.

Изучение параметров палисадных клеток *B. nana* показало, что в июне и июле в окрестностях Мурманского морского порта и судоремонтного завода их рост в длину ингибирован. В образцах листьев карликовой березы с пробной площадки «ТО ТБО» значения параметра выше, чем в контроле (рис. 9). В результате обработки данных однофакторным дисперсионным анализом получено, что техногенное загрязнение влияет на длину палисадных клеток листа *B. nana* в июне и июле ($p \leq 0,0005$) и не оказывают воздействия в августе ($p \leq 0,1$).

Ширина палисадных клеток листа *B. nana* в июньских пробах составляет 5,2–5,7 мкм, в июле

Индекс палисадности листьев *Betula nana* в г. Мурманск

The palisade index of leaves of *Betula nana* in Murmansk

Месяц / Month	Контроль / Control	35 завод / 35 Plant	Морской порт / Sea Port	ТО ТБО / Incineration Plant	Улица Героев Рыбачьего / Geroev Rybachego Street
Июнь	0,75	0,84	0,7	0,66	0,6
Июль	0,65	0,67	0,56	0,56	0,64
Август	0,51	0,53	0,63	0,57	0,57

5,2–5,7 мкм, в августе 6,1–6,7 мкм. Получено, что различия между площадками по данному показателю не достоверны ($p \leq 2$).

Длина губчатых клеток листьев *B. pana* в июне варьирует по площадкам г. Мурманск в диапазоне 11,0–11,7 мкм, в июле 10,6–12,6 мкм, в августе 10,6–12,6 мкм. Дисперсионный анализ показал, что различия между пробными площадками не достоверны ($p \leq 0,7$). Ширина губчатых клеток в июне варьирует в диапазоне 6,4–6,9 мкм, в июле 6,6–6,7 мкм, в августе 5,9–6,3 мкм. В течение июня и июля величина показателя во всех пробах близка к контрольным значениям. Техногенный стресс не оказывает воздействия на ширину губчатых клеток в июне и июле ($p \leq 0,5$). В августе диаметр губчатых клеток снижается на всех площадках, включая контроль ($p \leq 0,0001$).

Изменение структурных параметров мезофилла листа растений разных экологических групп генетически детерминировано и может быть связано с содержанием ДНК в клетке [33, 39]. Однако, размеры клеток паренхимы листа изменяются в окрестностях промышленных предприятий [10, 12]. В импактной зоне комбината «Североникель» выявлено утолщение листьев *Betula czerepanovii* за счет удлинения палисадных и губчатых клеток, что подтверждено высокими значениями коэффициентов корреляции между длиной клеток и содержанием в них никеля и меди [10]. В листьях *Vaccinium myrtillus* из окрестностей мусоросжигательного завода г. Мурманск увеличение длины клеток столбчатой паренхимы составило 22–25 % и губчатой 40–50 % по сравнению с контролем [12]. Поскольку в г. Мурманск не выявлено достоверного увеличения параметров клеток листьев *B. pana*, то, по-видимому, утолщение листьев и губчатого мезофилла в окрестностях промышленных предприятий происходит за счет увеличения числа слоев губчатой паренхимы и объема межклетников. Микрофиллия и утолщение листьев являются характерным признаком арктических растений, что связано с увеличением периклиальных делений клеток мезофилла [5]. Число антиклинальных делений в листьях многих видов растений Севера, в частности представителей рода *Betula*, значительно меньше, чем у растений умеренного климата [2]. В то же время количество периклиальных делений в ряде случаев увеличивается, соответственно возрастает и число слоев клеток мезофилла. По мнению

Е.А. Мирославова [2], это свидетельствует о неспецифичности структурной реакции растений арктических широт на экстремальные условия окружающей среды.

Заключение

Онтогенетические реакции мезофилла листьев *B. pana* впервые изучены в условиях морского климата и промышленного загрязнения среды арктической урбанизированной территории. Под воздействием техногенного стресса у карликовой березы отмечены признаки ксероморфной структуры ассимилирующих органов, повышающие устойчивость растений к загрязнению среды: утолщение верхней и нижней эпидермы, листовой пластинки, губчатого мезофилла. В онтогенезе листьев *B. pana* выявлено уменьшение толщины палисадного мезофилла и снижение индекса палисадности. Структурные изменения листьев карликовой березы являются адаптивными реакциями на техногенный стресс, обеспечивая уменьшение транспирации и оптимальный фотосинтез в условиях загрязнения среды арктического города. Аналогичные данные получены для видов рода *Betula* Ю.В. Гамалеем [40] в экстремальных условиях произрастания, что, как считает автор, свидетельствует о неспецифической реакции ассимиляционного аппарата берез на действие стрессовых факторов. Необходимы дальнейшие исследования особенностей развития мезоструктуры листьев гипоарктических видов древесных растений и кустарников в условиях загрязнения городской среды. Карликовая береза может быть использована как объект биомониторинга качества окружающей среды промышленных территорий Арктики и Субарктики.

Литература / References

1. Abakumov E., Shamilishviliy G., Yurtaev A. Soil polychemical contamination on Belyi island as key background and reference plot for Yamal region. *Polish Polar Research Journal*. 2017;30:313–332. DOI: 10.1515/popore-2017-0020
2. Мирославов Е.А., Вознесенская Е.В., Котева Н.К. Сравнительная характеристика анатомии листа растений арктической и бореальной зон. *Ботанический журнал*. 1998;83(3):21–27.
[Miroslavov E. A., Voznesenskaya E. V., Koteeva N. K. Comparative characteristics of the leaf anatomy of plants of the arctic and boreal zones. *Botanicheskii Zhurnal*. 1998;83(3):21–27. (In Russ.)]

3. Kudo G., Suzuki S. Warming effects on growth, production, and vegetation structure of alpine shrubs: a five-year experiment in northern Japan. *Oecologia*. 2003; 135:280–287. DOI:10.1007/s00442-003-1179-6
4. Thorsson Æ.Th., Palsson S., Sigurgeirsson A., Ananthawat-Jonsson K. Morphological variation among *B. nana* (diploid), *Betula pubescens* (tetraploid) and their triploid hybrids in Iceland. *Annals of Botany*. 2007;99: 1183–1193. DOI:10.1093/aob/mcm060
5. Василевская Н. В. *Экология растений Арктики*. Мурманск: МГПУ; 2014. 184 с.
[Vasilevskaya N. V. *Plant Ecology of the Arctic*. Murmansk: MGPU; 2014. 184 p. (In Russ.)]
6. Schollert M. *Arctic vegetation under climate change – biogenic volatile organic compound emission and leaf anatomy*. PHD Thesis. Copenhagen; 2015. 213 p.
7. Schollert M., Kivimäenpää M., Valolahti H. M., Rinnan R. Climate change alters leaf anatomy but has no effects on volatile emissions from arctic plants. *Plant, Cell and Environment*. 2015;38:2048–2060. DOI: 10.1111/pce.12530
8. Kravkina I.M., Miroslavov E.A. Effect of atmospheric pollutants on the dynamics of mitochondria and chloroplast in the chlorenchyma cells of Scots pine needles. *Aerial pollution in Kola Peninsula*. Apatity; 1993:233–235.
9. Lamppu J., Roito M., Tikkanen S. Indication of pollution-induced stress on forest trees and lichens in Lapland. *Aerial pollution in Kola Peninsula*. Apatity; 1993:266–267.
10. Лукина Ю.М., Василевская Н.В. Воздействие промышленного загрязнения на строение листа *Betula czerepanovii* (Betulaceae). *Растительные ресурсы*. 2012;48(1):51–58.
[Lukina Yu.M., Vasilevskaya N.V. Impact of industrial pollution on the leaf structure of *Betula czerepanovii* (Betulaceae). *Rastitelnye Resursy*. 2012;48:51–58. (In Russ.)]
11. Уразгильдин Р.В., Кулагин А.Ю. Техногенез и структурно-функциональные реакции древесных видов: повреждения, адаптации, стратегии. Ч. 1. Влияние на макро- и микроморфологию ассимиляционного аппарата. *Биосфера*. 2021;13 (3):86–100. DOI: 10.24855/biosfera.v13i3.578
[Urazgildin R.V., Kulagin A.Yu. Technogenesis and structure-functional reactions of tree species: damage, adaptations, strategies. Part 1. Influence on the macro- and micromorphology of the assimilation apparatus. *Biosfera*. 2021;13(3):86–100. DOI: 10.24855/biosfera.v13i3.578 (In Russ.)]
12. Яковлев А.П. Мониторинг роста и развития *Vaccinium myrtillus* L. в окрестностях завода по термической обработке твердых бытовых отходов г. Мурманска. *Естественнонаучные проблемы Арктического региона*. Мурманск; 2007:87–88.
[Yakovlev A.P. Monitoring of the growth and development of *Vaccinium myrtillus* L. in the vicinity of the plant for the thermal treatment of municipal solid waste in the city of Murmansk. *Natural Science Problems of the Arctic Region*. Murmansk; 2007:87–88. (In Russ.)]
13. Плюснина С.Н., Загирова С.В. Структура фотосинтетического аппарата *Betula nana* (Betulaceae) на Северном и Приполярном Урале. *Ботанический журнал*. 2016;3:261–274.
[Plyusnina S.N., Zagirova S.V. Structure of the photosynthetic apparatus of *Betula nana* (Betulaceae) in the Northern and Subpolar Urals. *Botanicheskii Zhurnal*. 2016;3:261–274. (In Russ.)]
14. Плюснина С.Н., Панюков А.Н. Вариабельность структурных параметров листа *Betula nana* L. в кустарничковых сообществах северных гипоарктических тундр. *Систематические и флористические исследования северной Евразии*. М.: МГПУ; 2018:181–184.
[Plyusnina S.N., Panyukov A.N. Variability of structural parameters of the leaves of *Betula nana* L. in shrub communities of the northern hypoarctic tundras. *Systematic and Floristic Studies of the Northern Eurasia*. Moscow: MGPU; 2018:181–184. (In Russ.)]
15. *Флора Мурманской области*. М.; Л.: Изд-во АН СССР; 1956. Вып. 3. 449 с.
[*Flora of the Murmansk Region*. Moscow; Leningrad; 1956. Iss. 3. 449 p. (In Russ.)]
16. Jadwiszczak K.A., Kłowski S., Zalewska I., Banaszek A., Chrzanowska A. Genetic diversity and sexual reproduction in relict populations of *Betula nana*. *Silva Fennica*. 2017;51:18 p. DOI:10.14214/sf.5643
17. Borrell J.S., Zohren J., Nichols R.A., Buggs R.J.A. Genomic assessment of local adaptation in dwarf birch to inform assisted gene flow. *Evolutionary Applications*. 2020;13:161–175. DOI:10.1111/eva.12883
18. *Арктическая флора СССР*. М.; Л.: Наука; 1966:5. *Salicaceae–Portulacaceae*. 206 с.
[*Arctic Flora of the USSR*. Moskva; Leningrad: Nauka, 1966;5. Salicaceae – Portulacaceae. 206 p. (In Russ.)]
19. Provan J., Bennett K.D. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution*. 2008;23:564–571. DOI: 10.1016/j.tree.2008.06.010
20. Eidesen P.B., Alsos I.G., Brochmann C. Comparative analyses of plastid and AFLP data suggest different colonization history and asymmetric hybridization between *Betula pubescens* and *B. nana*. *Molecular Ecology*. 2015;24:3993–4009. DOI: 10.1111/mec.13289
21. Heikkilä M., Fontana S.L., Seppä H. Rapid Lateglacial tree population dynamics and ecosystem changes in the eastern Baltic region. *Journal of Quaternary Science*. 2009;24:802–815. DOI: 10.1002/jqs.1254
22. Palme A.E., Su Q., Palsson S., Lascoux M. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *Betula pubescens* and *B. nana*. *Molecular Ecology*. 2004; 13:167–178. DOI: 10.1046/j.1365-294x.2003.02034.x

23. Eriksson G., Jonsson A. A review of the genetics of *Betula*. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1986;1:421–434. DOI:10.1080/02827588609382434
24. Koropachinskiy Yu.I. Natural hybridization and taxonomy of birches in North Asia. *Contemporary problems of Ecology*. 2013;6:350–369.
25. Jarvinen P., Palme A., Morales L.O., Lannenpa M., Keinanen M., Sopanen T., Lascoux M. Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear ADH and chloroplast mat K sequences. *American Journal of Botany*. 2004;91:1834–1845. DOI:10.3732/ajb.91.11.1834
26. Thorsson Æ.Th., Palsson S., Lascoux M., Anamthawat-Jonsson K. Introgression and phylogeography of *Betula nana* (diploid), *B. pubescens* (tetraploid) and their triploid hybrids in Iceland inferred from cp DNA haplotype variation. *Journal of Biogeography*. 2010;37:2098–2110. DOI:10.1111/j.1365-2699.2010.02353.x
27. Демин В.И. Основные климатические тенденции на Кольском полуострове за период инструментальных метеорологических измерений. *Труды Кольского научного центра РАН*. 2012;1:99–110.
[Demin V.A. Main climatic trends on the Kola Peninsula during the period of instrumental meteorological measurements. *Trudy Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2012;1:99–110. (In Russ.)]
28. Guzeva A.V., Slukovskii Z.I., Myazin V.A. Geochemical features of lakes located in an urbanised area of the Russian Arctic (Murmansk region). *Limnology and Freshwater Biology*. 2020;4:511–512. DOI: 10.31951/2658-3518-2020-A-4-511
29. Dineva S.B. Development of the leaf blades of *Acer platanoides* in industrially contaminated environment. *Dendrobiology*. 2006;55:25–32.
30. Скорбач В.В., Жилиякова М.Н. Влияние загрязнения окружающей среды на основные эпидермальные клетки липы сердцевидной, или мелколистной (*Tilia cordata* Mill) на примере г. Белгорода. *Научные ведомости*. 2009;66(11):40–44.
[Scorbach V.V., Zhilyakova M.N. Environmental contamination influence on main epidermal cells of the small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill) on the example of Belgorod. *Nauchnye Vedomosti*. 2009;11(66):40–44. (In Russ.)]
31. Larcher W. *Physiological Plant Ecology. Eco-physiology and Stress Physiology of Functional Groups*. New York: Springer. 513 p.
32. Hovenden M.I., Vander Schoor J.K. Nature vs nurture in the leaf morphology of Southern Beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). *New Phytologist*. 2003;161:521–590. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2003.00931.x
33. Pyankov V.I., Ivanova L.A., Lambers H. Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plant species of different functional types of boreal vegetation. *Inherent Variations in Plant Growth: Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*. Leiden: Backhuys Publishers; 1998:71–87.
34. Иванова Л.А., Пьянков В.И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа. *Ботанический журнал*. 2002;87:17–28.
[Ivanova L.A., Pyankov V.I. Influence of environmental factors on the structural parameters of the leaf mesophyll. *Botanicheskii Zhurnal*. 2002;87:17–28. (In Russ.)]
35. Иванова Л.А., Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структурные параметры мезофилла листа при затенении растений различных функциональных типов. *Физиология растений*. 2008;55(2):230–239.
[Ivanova L.A., Ivanov L.A., Ronzhina D.A., Pyankov V.I. Structural parameters of leaf mesophyll during shading of plants of various functional types. *Plant Physiology*. 2008;55:230–239. (In Russ.)]
36. Егорова Н.Н., Кулагин А.А. Анатомические и морфологические особенности ассимиляционного аппарата и проводящих тканей древесных растений в экстремальных лесорастительных условиях. *Известия Самарского научного центра РАН*. 2008;10(2):310–324.
[Egorova N.N., Kulagin A.A. Anatomical and morphological features of the assimilation apparatus and conductive tissues of woody plants in extreme forest conditions. *Izvestia Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2008;10:310–324. (In Russ.)]
37. Егорова Н.Н., Нафикова А.Т. Изменчивость признаков анатомического строения ассимилирующих органов березы повислой и тополя бальзамического в экстремальных лесорастительных условиях. *Известия Самарского научного центра РАН*. 2011;13(5):165–168.
[Egorova N.N., Nafikova A.T. Variability of traits of the anatomical structure of the assimilating organs of *Betula pendula* Roth. and *Populus balsamifera* L. in extreme forest vegetation conditions. *Izvestia Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2011;13:165–168. (In Russ.)]
38. Чукина Н.В., Филимонова Е.И., Файрузова А.И., Борисова Г.Г. Морфофизиологические особенности листьев *Betula pendula* Roth на золототвалах Среднего Урала. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета*. 2016;159(6):68–75.
[Chukina N.V., Filimonova E.I., Fayruzova A.I., Borisova G.G. Morphological and physiological features of *Betula pendula* Roth growing on the ash dumps of the Middle Urals. *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2016;6:68–75 (In Russ.)]
39. Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Колос, 1981. 196 с.
[Mokronosov A.T. *Ontogenetic Aspect of Photosynthesis*. Moscow: Kolos; 1981. 196 p. (In Russ.)]
40. Гамалей Ю.В. *Транспортная система сосудистых растений*. СПб.: Изд-во СПбГУ; 2004. 424 с.
[Gamaley Yu.V. *Transport System of Vascular Plants*. Saint Petersburg: SPB GU; 2004. 424 p. (In Russ.)]

Об авторах

ВАСИЛЕВСКАЯ Наталья Владимировна, доктор биологических наук, профессор, <https://orcid.org/0000-0002-6926-9353>, e-mail: n.v.vasilevskaya@gmail.com

СТРУЖКО Валерия Викторовна, магистр биологии, <https://orcid.org/0000-0002-2931-0307>, e-mail: lera.struzhko@mail.ru

Аффилиация

Мурманский арктический государственный университет, 183038, Мурманск, ул. Капитана Егорова, 15, Российская Федерация.

About the authors

VASILEVSKAYA Natalia Vladimirovna, Dr. Sci. (Biology), Professor, <https://orcid.org/0000-0002-6926-9353>, n.v.vasilevskaya@gmail.com

STRUZHKO Valeria Viktorovna, Master of Biology, <https://orcid.org/0000-0002-2931-0307>, lera.struzhko@mail.ru

Affiliation

Murmansk Arctic State University, 15 Kapitana Egorova Str., Murmansk 183038, Russia Federation.

Поступила в редакцию / Submitted 18.05.2022

Поступила после рецензирования / Revised 17.06.2022

Принята к публикации / Accepted 23.06.2022