

Чукина Н.В., Глазырина М.А., Лукина Н.В.

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЛИСТА *CHIMAPHILA UMBELLATA* НА ПРОМЫШЛЕННЫХ ОТВАЛАХ (СРЕДНИЙ УРАЛ)

N.V. Chukina, M.A. Glazyrina, N.V. Lukina

ANATOMO-MORPHOLOGICAL STRUCTURE FEATURES OF *CHIMAPHILA UMBELLATA* LEAF ON INDUSTRIAL DUMPS (MIDDLE URAL)

Аннотация. На Среднем Урале на зарастающих лесной растительностью промышленных отвалах начинают поселяться типичные лесные виды, одним из которых является *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C. Barton. Внутренняя структура листа, как главного органа фотосинтеза, отражает приспособленность вида к факторам среды. Целью исследования было сравнение анатомо-морфологических особенностей листа *Ch. umbellata*, произрастающей на отвалах горнодобывающей (пустые породы и вскрыши Шабровского тальмагнетитового месторождения) и перерабатывающей (золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции) промышленности и в естественном лесном фитоценозе на Среднем Урале (подзона южной тайги). Оценку анатомо-морфологических параметров листа проводили на приготовленных поперечных срезах и препаратах эпидермиса с использованием системы обработки изображений Simagis Mesoplant. Исследования показали, что в техногенных условиях у растений *Ch. umbellata* происходило увеличение толщины листовой пластинки, губчатого мезофилла и верхней кутикулы, а также снижение плотности устьиц при увеличении их размеров. Данные изменения связаны с усилением барьерной функции покровных тканей растений, а также оптимизацией процессов газообмена и транспирации в условиях техногенеза. Пластичность фотосинтетического аппарата *Ch. umbellata* способствует успешному выживанию этого вида в неблагоприятных условиях среды трансформированных экосистем.

Ключевые слова: *Chimaphila umbellata*; Pyroleae; анатомия листа; устьичный аппарат; техногенные местообитания.

Сведения об авторах: Чукина Надежда Владимировна, ORCID: 0000-0001-5517-0240, канд. биол. наук; Уральский федеральный

Abstract. Global anthropogenic transformation of natural ecosystems leads to a decrease in the stability of plant communities, partial or complete destruction of vegetation over large areas. In the Middle Urals, significant areas are occupied by dumps of mining and processing industry enterprises. After dumps conservation the process of self-overgrowth of forest phytocenoses is take place by the typical forest species, among which are *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C. Barton. The internal structure of the leaf, as the main organ of photosynthesis, reflects the adaptability of the species to environment. Leaf is also capable to adaptive changes under stressful conditions. In this regard, the structural changes of the photosynthetic apparatus are usfull in bioindication and biomonitoring. The purpose of the study was to compare the leaf anatomical and morphological features of *Ch. umbellata*, growing on the dumps of mining industry (Shabrovsky talc-magnesite deposit), ash dumps (Verkhnetagil'skaya Thermal Power Station) and in the natural forest phytocenosis in the Middle Urals (subzone of the southern Taiga). Leaf anatomical and morphological parameters were studed using the program of the digital image analysis Simagis Mesoplant. The plants of *Ch. umbellata* from anthropogenic habitats were characterized by a higher thickness of leaves, spongy mesophyll and upper cuticle, as well as a decrease in the density of stomata with an increase in their size. These structural changes are associated with strengthening the barrier function of epidermis, as well as the optimization of gas exchange and transpiration processes under technogenesis conditions. The plasticity of the photosynthetic apparatus of *Ch. umbellata* contributes to the successful survival of this species in unfavorable environmental conditions of transformed ecosystems.

Key words: *Chimaphila umbellata*; Pyroleae; leaf anatomy; stomatal apparatus; technogenic habitats.

About the authors: Nadezhda V. Chukina, ORCID: 0000-0001-5517-0240, Candidate of Biological

университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия, nady_dicusar@mail.ru; Глазырина Маргарита Александровна, ORCID: 0000-0001-8258-270X, канд. биол. наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия, Margarita.Glazyrina@urfu.ru; Лукина Наталия Валентиновна, ORCID: 0000-0001-6425-6214, канд. биол. наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия, natalia.lukina@urfu.ru

Sciences; Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia, nady_dicusar@mail.ru; Margarita A. Glazyrina, ORCID: 0000-0001-8258-270X, Candidate of Biological Sciences, Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia, Margarita.Glazyrina@urfu.ru; Natalia V. Lukina, ORCID: 0000-0001-6425-6214, Candidate of Biological Sciences, Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia, natalia.lukina@urfu.ru

Чукина Н.В., Глазырина М.А., Лукина Н.В. Анатомо-морфологические особенности строения листа *Chimaphila umbellata* на промышленных отвалах (Средний Урал) // Вестник Нижневартовского государственного университета. 2024. № 2(66). С. 49-60. <https://doi.org/10.36906/2311-4444/24-2/05>

Chukina, N.V., Glazyrina, M.A., & Lukina, N.V. (2024). Anatomo-Morphological Structure Features of *Chimaphila Umbellata* Leaf on Industrial Dumps (Middle Ural). *Bulletin of Nizhnevartovsk State University*, 2(66), 49-60. (in Russ.). <https://doi.org/10.36906/2311-4444/24-2/05>

Введение. Возрастающее с каждым годом антропогенное воздействие на растительный покров Земли приводит к глубоким его изменениям. Источником значительного загрязнения и нарушения природных ландшафтов являются промышленные отвалы, образованные вследствие деятельности предприятий горнодобывающей и перерабатывающей промышленности.

В процессе самозаращения промышленных отвалов на Среднем Урале формируются преимущественно лесные фитоценозы. Растения в этих растительных сообществах часто испытывают воздействие неблагоприятных факторов внешней среды, к которым относят недостаточное увлажнение, засоленность, низкое содержание элементов минерального питания в субстратах и т. д.

Защитой от неблагоприятных факторов среды у растений могут быть как структурные приспособления, так и особенности анатомического строения листьев (развитие кутикулы, механических тканей, изменение толщины эпидермиса, мезофилла и т. д.) [1; 7; 13]. Изучение эпидермиса листьев и особенностей строения устьичного аппарата имеет большое значение в экологии растений. В настоящее время исследуются адаптивные перестройки листа у видов растений, произрастающих в импактных зонах, а также на урбанизированных территориях. Показаны как неспецифические реакции фотосинтетического аппарата, так и видоспецифические адаптивные изменения в структуре мезофилла листа и эпидермиса, а также устьичного аппарата [4; 18; 13; 20-22]. При этом работы, посвященные изучению фотосинтетического аппарата и эпидермальных структур листа у видов, произрастающих на нарушенных промышленностью землях, малочисленны.

Одним из видов, которые поселяются в лесных фитоценозах, формирующихся на промышленных отвалах на Среднем Урале, является *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C. Barton (*Ericaceae* Juss.; триба *Pyroleae* Dumort.) – северо- и центральноевропейско-азиатско-североамериканский вид [16]. Это длиннокорневищный вечнозеленый явнополицентрический кустарничек [3]. Вид способен произрастать на субстратах в диапазоне pH от слабокислых до слабощелочных [12], является индикатором сухих местообитаний [2], из всех грушанковых наиболее требователен к свету [11]. На Урале встречается преимущественно в сосновых борах и вторичных лиственных лесах.

Цель исследования – сравнить анатомо-морфологические особенности листа *Ch. umbellata*, произрастающей на отвалах горнодобывающей и перерабатывающей промышленности и в естественном местообитании на Среднем Урале.

Материалы и методы исследования. Исследования проводили в июне–августе 2022–2023 гг. в четырех ценопопуляциях (ЦП) *Ch. umbellata* в лесных фитоценозах на рекультивированном (ЦП1) и нереккультивированном (ЦП2) участках золоотвала Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС), отвале пустых пород и вскрыши Шабровского тальк-магнезитового камня (ЦП3) и в естественном лесном фитоценозе (ЦПк). Все объекты расположены в зоне умеренно континентального климата (таежная зона, подзона южной тайги) с характерной резкой изменчивостью погодных условий, хорошо выраженными сезонами года (с холодной зимой и теплым летом) [15]. Краткая характеристика отвалов приведена ниже.

Золоотвал ВТГРЭС находится в 5 км от г. Верхний Тагил, в 70 км к северо-западу от г. Екатеринбурга (57°20'45" с. ш. 59°56'46" в. д.; 276 м над ур. м.). Площадь золоотвала составляет 125 га. Образован золой бурых углей Коркинского карьера и Калачевских шахт. Зола содержит малое количество азота и калия, и достаточное фосфатов. Реакция среды зольного субстрата слабощелочная (pH 8,5). Общее содержание микроэлементов в золе выше, чем в почве [8]. В результате проведенных в 1968–1970 гг. рекультивационных мероприятий на золоотвале были созданы различные экотопы: участки с нанесением глинистого грунта полосами (шириной 6–10 м; толщиной 0,10–0,15 м), участки золы без нанесения какого-либо субстрата, оставленные для самозарастания.

Платообразный террасированный отвал пустых пород и вскрыши Шабровского месторождения тальк-магнезитового камня находится в 27 км к югу от г. Екатеринбурга (56°37'45" с. ш. 60°35'59" в. д.; 322 м над ур. м.). Высота отвала достигает 326 м над ур. м., площадь около 1 км². Породы, складываемые в отвалы, сильнокаменистые (каменистость 50–90 %). Оценка агрохимических свойств субстратов отвалов показала, что реакция среды (pH) слабощелочная, обеспеченность азотом и доступными фосфатами очень низкая, обменным калием – средняя и высокая. В породах повышенное содержание Mn, Cr, Cu, Mo, Co, Ni, V, Pb и др. [8].

В качестве контроля была изучена ЦПк *Ch. umbellata* в естественном лесном фитоценозе около п. Исток, расположенном в восточной части г. Екатеринбурга

(56°47'04" с. ш. 60°55'23" в. д.; 309 м н. у. м.). В почвенном покрове района преобладают подзолистые и дерново-подзолистые, суглинистые и глинистые почвы. Основными лесами являются сосновые, но в результате вырубок они сменились на березовые и осиновые [5; 15].

Для сравнения условий произрастания *Ch. umbellata* было проведено геоботаническое обследование лесных фитоценозов детально-маршрутным методом с описанием растительности по общепринятым методикам [10].

Для изучения анатомического строения листьев из каждого местообитания с 10–15 генеративных особей *Ch. umbellata* отбирали по 3–5 сформированных листьев и фиксировали их в 70% этаноле. В камеральных условиях на охлаждающем микротоме были приготовлены поперечные срезы листьев, с которых измеряли следующие параметры: толщина листа, мезофилла, верхнего и нижнего эпидермиса, кутикулы; толщина столчатого и губчатого мезофилла ($N=30$, для каждого параметра). На препаратах эпидермиса проводили подсчет количества устьиц в единице площади (шт/мм²) и измеряли их размеры ($N=30$, для каждого параметра). Размеры клеток палисадного и губчатого мезофилла определяли в суспензии клеток в растворе 5 % хромового ангидрида в 1N HCl, согласно методике [6; 9]. Размеры хлоропластов измеряли на поперечных срезах листьев, объем хлоропласта вычисляли по формуле эллипсоида вращения. Все измерения проводили с использованием системы анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия) и светового микроскопа Meiji MT 4300L («Meiji Techno», Япония).

Для обработки полученных данных использовали программный пакет MS Office (Excel 2016) и Statistica 12.0. Достоверность различий оценивали по критерию Манна–Уитни при уровне значимости $p < 0,05$. В таблице и на рисунке 1 представлены средние значения и ошибки среднего. Разными буквами отмечены достоверные различия между изученными ценопопуляциями (смотри примечания к таблицам и рисункам). Дискриминантный анализ проводили в Statistica 12.0

Результаты исследования и их обсуждение. Исследования показали, что в техногенно-нарушенных и в естественном местообитаниях *Ch. umbellata* произрастала небольшими группами в смешанных лесных фитоценозах с доминированием *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth и *Populus tremula* L., сомкнутость крон древесного яруса варьировала от 0,6 до 0,8. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (47,3%) и число видов на единицу площади (9,6 шт/0,25 м²) в естественном лесу были выше, чем на отвалах (27,3–41,1% и 4,6–5,6 шт/0,25 м² соответственно). Численность побегов данного вида на нарушенных территориях изменялась от 24 шт/200 м² (ЦП1) до 222 шт/200 м² (ЦП3), в контроле – 148 шт/200 м² (ЦПк). Средняя плотность ЦП на отвалах была ниже (в ЦП3 – 10,09 шт/0,25 м²; в ЦП2 – 3,44 шт/0,25 м²), чем в контроле (13,46 шт/0,25 м²). Субстраты отвалов отличались более низким содержанием элементов минерального питания растений и повышенным содержанием металлов по сравнению с естественным лесным фитоценозом [8].

Известно, что фотосинтетическая функция растений реализуется листьями. В связи с чем, анатомо-морфологические особенности строения листа являются результатом адаптации растений к факторам окружающей среды (свет, температура, влажность и т. д.).

Площадь листьев растений *Ch. umbellata* во всех изученных ЦП варьировала от 1,6 до 4,5 см². Установлено, что для данного вида растений характерен дорсовентральный тип строения мезофилла: хорошо выражены два–три слоя палисадного мезофилла, толщина и объем клеток которого в ЦП1–ЦП3 и ЦПк достоверно не различались (табл.). Клетки губчатого мезофилла расположены под слоем палисадного мезофилла рыхло, в связи с чем в листе хорошо развита система межклетников. Показано, что толщина губчатого мезофилла в листьях растений, произрастающих на отвалах, была достоверно больше, чем в контрольном местообитании. Вместе с тем, объем клеток губчатого мезофилла в листьях растений из ЦП1–ЦП3 был на 25 % меньше, чем в растениях из естественного лесного фитоценоза. Достоверных различий по объему хлоропластов у растений из исследованных местообитаний обнаружено не было. Это свидетельствует о стабильности размеров пластид, которые мало подвержены фенотипическим изменениям [9], что согласуется с ранее полученными нами данными [14].

Таблица

Параметры мезоструктуры листа *Ch. umbellata* из изученных ценопопуляций, произрастающих на Среднем Урале

Показатели	ЦП	Хср.±m	lim
Толщина листа, мкм	ЦП1	426,8±2,8bc	404,0–451,0
	ЦП2	433,9±3,3c	401,0–460,0
	ЦП3	419,3±3,7b	377,0–445,0
	ЦПк	388,5±5,9a	326,0–446,9
Толщина палисадного мезофилла, мкм	ЦП1	113,0±1,5a	93,0–130,0
	ЦП2	107,1±2,0a	86,0–128,0
	ЦП3	103,3±1,6a	86,0–129,0
	ЦПк	105,7±2,6a	80,0–130,0
Толщина губчатого мезофилла, мкм	ЦП1	262,5±2,9b	237,4–292,3
	ЦП2	275,9±3,4c	241,0–309,0
	ЦП3	263,0±3,5b	224,4–300,0
	ЦПк	237,7±4,4a	193,0–291,0
Толщина верхнего эпидермиса, мкм	ЦП1	16,70±0,24a	14,30–19,20
	ЦП2	16,91±0,24a	14,50–19,30
	ЦП3	17,08±0,33a	14,60–20,00
	ЦПк	16,18±0,51a	9,80–19,80
Толщина кутикулы на верхней стороне листа, мкм	ЦП1	11,23±0,19b	9,30–13,0
	ЦП2	10,99±0,17b	9,40–12,90
	ЦП3	11,17±0,15b	10,00–12,40
	ЦПк	8,05±0,21a	6,90–11,60
Толщина нижнего эпидермиса (с кутикулой), мкм	ЦП1	23,79±0,38a	20,00–26,00
	ЦП2	22,93±0,45a	19,00–27,00
	ЦП3	23,67±0,27a	21,00–26,00
	ЦПк	22,95±0,54a	17,00–25,80
Объем клеток палисадного мезофилла, тыс, мкм ³	ЦП1	27,37±1,36a	14,62–37,81
	ЦП2	27,01±1,37a	15,12–42,90

	ЦПЗ	26,12±6,50a	14,61–46,72
	ЦПк	26,57±1,58a	10,75–46,56
Объем клеток губчатого мезофилла, тыс, мкм ³	ЦП1	25,00±2,35a	7,32–48,94
	ЦП2	26,18±1,76a	11,89–50,95
	ЦПЗ	22,00±1,53a	11,31–45,06
	ЦПк	30,70±2,12b	12,82–60,15
Объем хлоропласта, мкм ³	ЦП1	41,78 ±1,96a	25,51–68,16
	ЦП2	43,60±1,45a	29,23–61,92
	ЦПЗ	40,89±1,80a	25,38–65,37
	ЦПк	43,94±2,46a	24,55–67,72

Примечание: разные буквы (a, b, c) в столбцах (Хср.±m) указывают на достоверные различия по каждому показателю между исследованными ЦП, одинаковые буквы – на отсутствие различий при уровне значимости $p < 0,05$.

Наиболее общей реакцией, возникающей у растений в процессе приспособления к стрессовым условиям обитания, является развитие ксероморфной структуры листьев, что может служить индикатором загрязнения окружающей среды [13]. Согласно полученным нами данным, у растений *Ch. umbellata*, произрастающих на отвалах, толщина листа была достоверно больше, чем у растений в естественном лесу (ЦПк) (в среднем на 10 %) (табл.). Аналогичные изменения обнаружены у орхидей, произрастающих на техногенных субстратах, а также у древесных видов растений, в условиях аэротехногенного загрязнения [4; 14].

Эпидермис листа *Ch. umbellata* однослойный, высота клеток верхнего эпидермиса у растений в ЦП1–ЦПЗ и ЦПк достоверно не различались (табл.). При этом, на верхней стороне листа хорошо выражен слой кутикулы, толщина которой в ЦП1–ЦПЗ больше, чем в ЦПк. Усиление барьерной функции эпидермы за счет увеличения кутикулярного слоя также отмечено в литературе [19]. Толщина нижнего эпидермиса с кутикулой во всех ЦП не различалась, и составляла, в среднем, $23,3 \pm 2,4$ мкм.

Известно, что устьица являются структурными элементами эпидермиса листа, через которые осуществляются процессы газообмена и транспирации. Размеры устьиц, а также их число на единицу площади листа видоспецифичны и зависят от факторов среды. Так, например, в засушливых местообитаниях растения оптимизируют величину устьичной проводимости, сочетая увеличение плотности устьиц с уменьшением их линейных размеров. По мнению ряда авторов, данные изменения обеспечивают более короткий путь диффузии углекислоты внутрь листа при фотосинтезе, а также паров воды с поверхности листа, что и способствует поддержанию оптимального уровня газообмена в растении. Сходные адаптивные реакции обнаруживаются у растений в ответ на аэротехногенное загрязнение среды [17; 19]. Полагают, что данные адаптивные реакции направлены на активное ограничение влияния стрессового фактора и уменьшение проникновения токсикантов внутрь ассимиляционного аппарата листа [13].

У *Ch. umbellata* устьица непогруженные, расположены только на нижней стороне листа. По числу устьиц в расчете на единицу площади листа растения из исследованных местообитаний имели существенные различия. Количество устьиц на мм² в листьях

растений, произрастающих на отвалах (ЦП1, ЦП2, ЦП3), было достоверно меньше, чем у растений из контрольного местообитания (ЦПк) (в среднем в 1,5 раза). При этом площадь устьиц у растений с отвалов была на 34 % выше, чем у растений из естественного лесного фитоценоза (ЦПк). Установлено, что растения *Ch. umbellata* из изученных ЦП по суммарной площади устьиц в листе достоверно не различались, и в среднем этот показатель составлял $17,5 \pm 0,3 \text{ мм}^2$ (рис. 1).

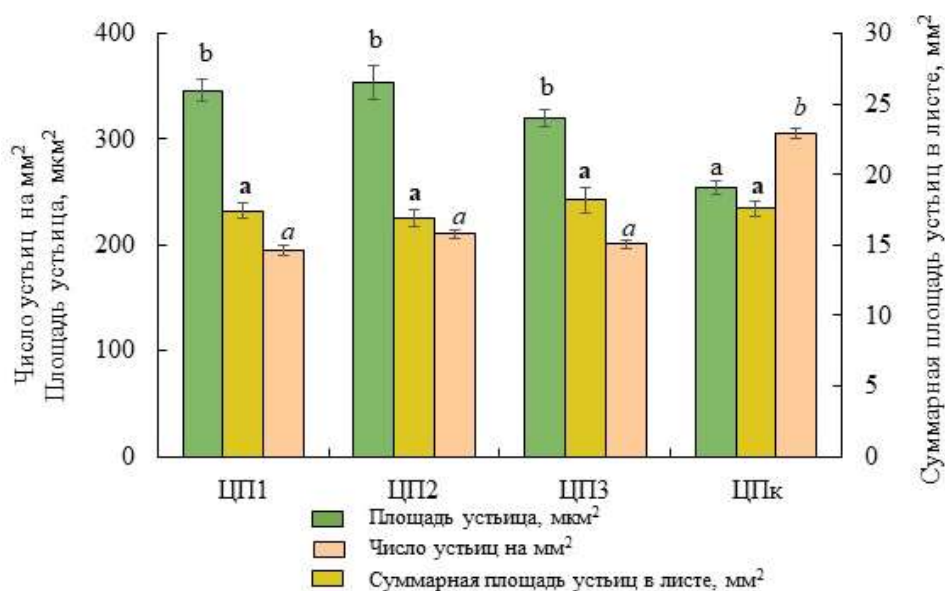


Рис. 1. Параметры устьиц листа *Ch. umbellata* из изученных ценопопуляций, произрастающих на Среднем Урале. Разные буквы указывают на достоверные различия площади устьиц (a, b), числа устьиц (a, b) между исследованными ЦП; одинаковая буква (a) по показателю суммарной площади устьиц во всех ЦП обозначает отсутствие достоверных отличий по этому показателю между исследованными ЦП при уровне значимости $p < 0,05$

Таким образом, изменение параметров устьичного аппарата листа у растений *Ch. umbellata* свидетельствует об их адаптивном характере. Вероятно, растения данного вида, произрастающие на техногенных субстратах, компенсируют снижение плотности устьиц в листе увеличением их размеров, что позволяет им осуществлять нормальный уровень газообмена и транспирации. Полученные нами результаты согласуются с исследованиями устьичного аппарата древесных растений в условиях техногенной среды [18; 20-22].

Дискриминантный анализ, проведенный с использованием таких анатомических признаков, как число устьиц на единицу площади, средняя площадь устьица, толщина листа, толщина мезофилла, толщина губчатой паренхимы, отделил ЦПк от ЦП1–ЦП3 по дискриминантной функции 1 (рис. 2). Корректность отнесения в группы составляла: ЦПк – 100%, ЦП1 – 60%, ЦП2 – 45%, ЦП3 – 50%.

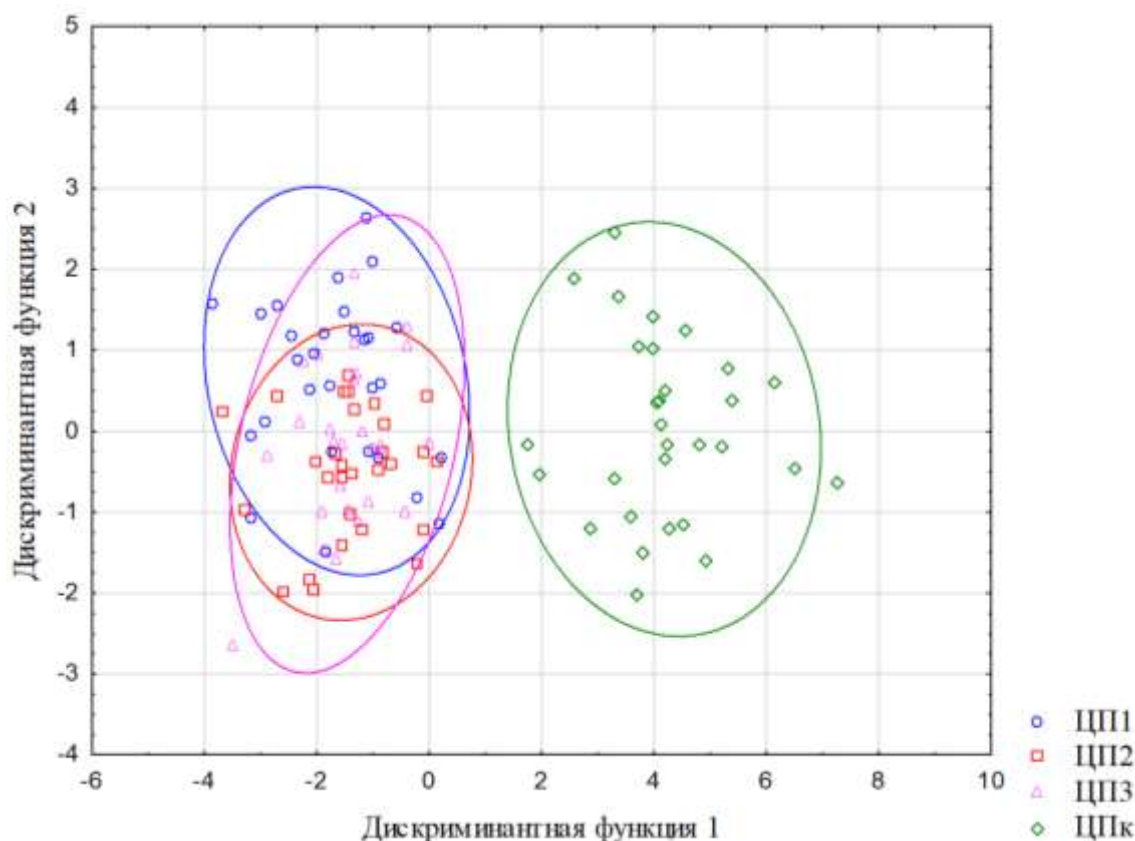


Рис. 2. Дискриминантный анализ изученных ценопопуляций *Ch. umbellata*, произрастающих на Среднем Урале (Wilks' Lambda=0,09990, F=15,126, при $p<0,0000$)

Закключение. В настоящем исследовании выявлены адаптивные структурные перестройки фотосинтетического аппарата растений *Ch. umbellata*, которые позволяют данному виду успешно колонизировать техногенные субстраты на Среднем Урале.

К числу таких защитно-приспособительных реакций относятся: увеличение толщины листовой пластинки, губчатого мезофилла и верхней кутикулы, снижение плотности устьиц при увеличении их размеров. Данные изменения связаны с усилением барьерной функции покровных тканей листа, а также оптимизацией процессов газообмена и транспирации в условиях техногенеза.

Оценка адаптивных возможностей и потенциала устойчивости растений позволяет решать разнообразные фундаментальные и прикладные задачи, а также прогнозировать поведение видов и состояние экосистем при возрастании техногенных нагрузок. Планируется дальнейший мониторинг состояния локальных популяций *Ch. umbellata* на территории Уральского региона, а также оценка их физиолого-биохимических показателей, что позволит установить более четкую связь с условиями окружающей среды.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках выполнения государственного задания УрФУ FEUZ-2023-0019.

Литература

1. Бабушкина Е.А., Гордеева М.И., Богушевский А.С. Изменчивость характеристик транспирационного аппарата листьев кустарников под влиянием контрастных условий произрастания // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2012. № 31. С. 96-98.
2. Багдасарова Т.В. Зимолубка зонтичная // Биологическая флора Московской области. 1993. Вып. 9. Ч. 2. С. 71-77.
3. Бобров Ю.А. Грушанковые России. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2009. 137 с.
4. Василевская Н. В., Лукина Ю. М. Влияние техногенного загрязнения на динамику роста и мезоструктуру листьев *Betula czerepanovii* Orlova // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 8. С. 14-18.
5. Гафуров Ф.Г. Почвы Свердловской области. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. 396 с.
6. Иванова Л.А., Пьянков В.И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 467-480.
7. Карнаухова Н.А., Селютина И.Ю., Дорогина О.В. Анатомо-морфологическая изменчивость сибирских видов секции *Multicaulia* рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) // Turczaninowia. 2020. Т. 23, № 3. С. 147-157. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.3.14>
8. Махонина Г.И. Экологические аспекты почвообразования в техногенных экосистемах Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. 355 с.
9. Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61. С. 119-133.
10. Полевая геоботаника: в 5 т. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
11. Сунцова Л.Н., Иншаков Е.М. Биология растительных систем. Красноярск: СибГТУ, 2013. 120 с.
12. Таршис Л.Г. Об изменчивости морфологических и анатомических признаков у видов подсемейства *Pyroloideae* (*Ericaceae*) на Урале // Ботанический журнал. 2005. № 8. С. 1197-1208.
13. 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. Т. 13, № 3. С. 86-100.
14. Чукина Н.В., Борисова Г.Г., Малева М.Г., Лукина Н.В., Синенко О.С., Филимонова Е.И., Елькина А.В. Особенности мезоструктуры листа и фотосинтез у орхидеи *Platanthera bifolia* в условиях золоотвала // Субтропическое и декоративное садоводство. 2021. № 78. С. 142-150.
15. Шакиров А.В. Физико-географическое районирование Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 617 с.
16. Chase M., Christenhusz M.J. M., Fay M.F., Byng J.W., Judd W.S., Soltis D.E., Mabberley D.J., Sennikov A.N., Soltis P.S., Stevens P.F., Briggs B., Brockington S., Chautems A., Clark J.C., Conran J., Haston E., Möller M., Moore M., Olmstead R., Perret M. An update of the Angiosperm

Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 181. Iss. 1. Pp. 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

17. Chwil S., Kozłowska-Strawska J., Tkaczyk P., Chwil P., Matraszek R. Assessment of air pollutants in an urban agglomeration in Poland made by the biomonitoring of trees // Journal of Elementology. 2015. Vol. 20, No 4. Pp. 813–826.

18. Pourkhabbaz A., Rastin N., Olbrich A., Langenfeld-Heyser R., Polle A. Influence of Environmental Pollution on Leaf Properties of Urban Plane Trees, *Platanus orientalis* L. // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. 2010. Vol. 85, No 3. Pp. 251-255. <https://doi.org/10.1007/s00128-010-0047-4>

19. Rashidi F., Jalili A., Kafaki S. B., Sagheb-Talebi K., Hodgson J. Anatomical responses of leaves of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) to urban pollutant gases and climatic factors // Trees. 2012. Vol. 26. P. 363-375. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0598-y>

20. Shaheen A.M., Al-Toukhy A.A., Hajar A.S. Effect of Air Pollution on Leaf Traits of Three Tree Species Growing in the Industrial zone of Jeddah, Saudi Arabia // Journal of King Abdulaziz University-Meteorology Environment and Arid Land Agriculture Sciences. 2016. Vol. 26, No 2. Pp. 33-40. <https://doi.org/10.4197/Met.26-2.4>

21. Shrestha S.D., Devkota A., Jha P.K. Assessment of Air Pollution Impact on Micro-Morphological and Biochemical Properties of *Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels and *Lagerstroemia indica* L. // Scientific World. 2021. Vol. 14, No 14. Pp. 132-140. <https://doi.org/10.3126/sw.v14i14.35024>

22. You H.N., Kwak M.J., Je S.M., Lee J.K., Lim Y.J., Kim H., Park S., Jeong S.G., Choi Y.S., Woo S.Y. Morpho-Physio-Biochemical Attributes of Roadside Trees as Potential Tools for Biomonitoring of Air Quality and Environmental Health in Urban Areas // Land. 2021. Vol. 10, No 236. Pp. 1-14. <https://doi.org/10.3390/land10030236>

References

1. Babushkina, E.A., Gordeeva, M.I., & Bogushevskij A.S. (2012). Izmenchivost` xarakteristik transpiracionnogo apparata list`ev kustarnikov pod vliyaniem kontrastny`x uslovij proizrastaniya. Aktual`ny`e problemy` lesnogo kompleksa, 31, 96-98. (in Russ.).

2. Bagdasarova, T.V. (1993). Zimolyubka zontichnaya. Biologicheskaya flora Moskovskoj oblasti, 9(2), 71-77. (in Russ.).

3. Bobrov, Yu.A. (2009). Grushankovy`e Rossii. Kirov: Izd-vo VyatGGU (in Russ.)

4. Vasilevskaya, N.V., Lukina, & Yu.M. (2011). Vliyanie texnogenenogo zagryazneniya na dinamiku rosta i mezostrukturu list`ev *Betula czerepanovii* Orlova. Ucheny`e zapiski petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta, 8, 14-18. (in Russ.).

5. Gafurov, F.G. (2008). Pochvy` Sverdlovskoj oblasti. Ekaterinburg: Izd-vo Ural. un-ta. (in Russ.).

6. Ivanova, L.A., & P`Yankov, V.I. (2002). Strukturnaya adaptaciya mezofilla lista k zateneniyu. Fiziologiya rastenij, 49, 467-480. (in Russ.).

7. Karnauxova, N.A., Selyutina, I.Yu., & Dorogina, O.V. (2020). Anatomico-morfologicheskaya izmenchivost' sibirskix vidov sekcii Multicaulia roda *Hedysarum* (Fabaceae). *Turczaninowia*, 23(3), 147-157. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.3.14> (in Russ.).
8. Maxonina, G.I. (2003). *E'kologicheskie aspekty' pochvoobrazovaniya v texnogenny'x e'kosistemax Urala*. Ekaterinburg: Izd-vo Ural. un-ta. (in Russ.).
9. Mokronosov, A.T., & Borzenkova, R.A. (1978). Metodika kolichestvennoj ocenki struktury' i funkcional'noj aktivnosti fotosinteziruyushhix tkanej i organov // *Trudy' po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*, 61, 119-133. (in Russ.).
10. *Polevaya geobotanika* (Vol. 3). (1964). M.; L.: Nauka. (in Russ.).
11. Sunczova, L.N., & Inshakov, E.M. (2013). *Biologiya rastitel'ny'x system*. Krasnoyarsk: SibGTU. (in Russ.).
12. Tarshis, L.G. (2005). Ob izmenchivosti morfologicheskix i anatomicheskix priznakov u vidov podsejstva *Pyroloideae* (Ericaceae) na Urale. *Botanicheskij zhurnal*, 8, 1197-1208. (in Russ.).
13. Urazgil'din, R.V., & Kulagin, A.Yu. (2021). Texnogenez i strukturno-funkcional'ny'e reakcii drevesny'x vidov: povrezhdeniya, adaptacii, strategii. Vliyanie na makro- i mikromorfologiyu assimilyacionnogo apparata (Ch. 1). *Biosfera*, 13(3), 86-100. (in Russ.).
14. Chukina, N.V., Borisova, G.G., Maleva, M.G., Lukina, N.V., Sinenko, O.S., Filimonova, E.I., & El'kina, A.V. (2021). Osobennosti mezostrukturny' lista i fotosintez u orxidei *Platanthera bifolia* v usloviyax zolootvala. *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo*, 78, 142-150 (in Russ.).
15. Shakirov, A.V. (2011). *Fiziko-geograficheskoe rajonirovanie Urala*. Ekaterinburg: UrO RAN. (in Russ.).
16. Chase, M., Christenhusz, M.J. M., Fay, M.F., Byng, J.W., Judd, W.S., Soltis, D.E., Mabberley, D.J., Sennikov, A.N., Soltis, P.S., Stevens, P.F., Briggs, B., Brockington, S., Chautems, A., Clark, J.C., Conran, J., Haston, E., Möller, M., Moore, M., Olmstead, R., & Perret, M. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
17. Chwil, S., Kozłowska-Strawska, J., Tkaczyk, P., Chwil, P., & Matraszek, R. (2015). Assessment of air pollutants in an urban agglomeration in Poland made by the biomonitoring of trees. *Journal of Elementology*, 20(4), 813-826.
18. Pourkhabbaz, A., Rastin, N., Olbrich, A., Langenfeld-Heyser, R., & Polle, A. (2010). Influence of Environmental Pollution on Leaf Properties of Urban Plane Trees, *Platanus orientalis* L. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 85(3), 251-255. <https://doi.org/10.1007/s00128-010-0047-4>
19. Rashidi, F., Jalili, A., Kafaki, S.B., Sagheb-Talebi, K., & Hodgson, J. (2012). Anatomical responses of leaves of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) to urban pollutant gases and climatic factors. *Trees*, 26, 363-375. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0598-y>
20. Shaheen, A.M., Al-Toukhy, A.A., & Hajar, A.S. (2016). Effect of Air Pollution on Leaf Traits of Three Tree Species Growing in the Industrial zone of Jeddah, Saudi Arabia. *Journal of King*

Abdulaziz University-Meteorology Environment and Arid Land Agriculture Sciences, 26(2), 33-40.
<https://doi.org/10.4197/Met.26-2.4>

21. Shrestha, S.D., Devkota, A., & Jha, P.K. (2021). Assessment of Air Pollution Impact on Micro-Morphological and Biochemical Properties of *Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels and *Lagerstroemia indica* L. *Scientific World*, 14(14), 132-140. <https://doi.org/10.3126/sw.v14i14.35024>

22. You, H.N., Kwak, M.J., Je, S.M., Lee, J.K., Lim, Y.J., Kim, H., Park, S., Jeong, S.G., Choi, Y.S., & Woo, S.Y. (2021). Morpho-Physio-Biochemical Attributes of Roadside Trees as Potential Tools for Biomonitoring of Air Quality and Environmental Health in Urban Areas. *Land*, 10(236), 1-14. <https://doi.org/10.3390/land10030236>

дата поступления: 22.02.2024

дата принятия: 27.04.2024

© Чукина Н.В., Глазырина М.А., Лукина Н.В., 2024