

БИОЛОГИЯ

УДК 632.928

М. Э. Баландайкин

Влияние *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. на радиальный прирост ствола и индекс асимметрии флуктуаций фотосинтетических тканей березы повислой

Позиционируется специфика воздействия инфекционного начала *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. на метрические гистоморфологические параметры березы бородавчатой: продуктивный прирост ствола по диаметру и коэффициент флуктуирующей асимметрии ассимиляционного аппарата.

Ключевые слова: *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil., *Betula pendula* Roth., радиальный прирост, флуктуирующая асимметрия.

М. E. Balandaykin

Influence of *Inonotus Obliquus* (Pers.) Pil. on the Radius Growth and the Index of Asymmetry of Fluctuations of Photosynthetic Tissues of *Betula Pendula*

Specificity of influence of the infectious beginning *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. on metrical histomorphologic parameters of a *Betula pendula* are positioned: a productive growth of a fulcrum on diameter and coefficient of fluctuating asymmetry assimilation apparatus.

Keywords: *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil., *Betula pendula* Roth., radius growth, fluctuating asymmetry.

Введение

Береза повислая (*Betula pendula* Roth.) – важнейшая мягколиственная лесообразующая порода не только в Ульяновской области, но и в России в целом, способная за 80–90 лет вследствие высокой энергии роста побегов, развивающихся из адвентивных почек пней, на начальных этапах онтогенеза клоновых генераций и вегетативной возобновительной активности (пни березы обладают обильной порослью при их диаметре до 15 см) давать двойной урожай.

Контаминация породы базидиальным ксилотрофом *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. и диссеминация патогена в формируемых *B. pendula* насаждениях в настоящее время вызывают все большее опасение у сообщества ученых-теоретиков и практикующих лесоводов области оперативного поиска решений в лесном хозяйстве и фитопатологии. Ведь в первую очередь инвазия инфекции возбудителя и экзогенная (а также эндогенная, то есть деструктивная) эманация приводят к некомпенсируемой в дальнейшем потере значительного запаса березового леса, непосредственно характеризуемого величиной радиального прироста ствола дерева.

К последнему признаку примыкает и такой параметр как величина интегрального показателя флуктуирующей асимметрии комплекса морфологических признаков листовой пластинки березы, поскольку аномалии и колебания в развитии и функционировании фотосинтетического и ассимилирующего аппарата футурально линейно скажутся на интенсивности продуцирования деревом важнейших органических соединений, требующихся растению не только для увеличения фототрофно организуемой кумулятивной биомассы, но и для осуществления им [древесным растением] основных физиолого-биохимических функций. Поэтому указанные гистоморфологические признаки *B. pendula*, к тому же обладающие метрической составляющей, были выбраны автором настоящей работы в качестве инструментария для достижения цели прогноза, анализа и оценок механизмов дефинирования *I. obliquus* активации либо, наоборот, ингибирования реакций-откликов онтогенетических систем повислой березы.

Как известно, величина радиального прироста является одним из наиболее подходящих призна-

ков для оценки негативного влияния стресс-факторов самой различной природы на древесную растительность, поскольку она позволяет количественно выражать процесс разрушения насаждений. Информация, заложенная в годичных кольцах, к тому же, как нельзя лучше описывает дескриптивный дендрохронологический ряд.

Также наиболее простым, информативным и доступным для широкого использования способом оценки стабильности развития организмов, апробация которого не раз осуществлялась учеными [1, 4–10, 12, 15, 20, 21, 26, 27], является определение величины флуктуирующей асимметрии билатеральных (зеркальных) морфологических признаков. Она принимает вид отклонений от строгой билатеральной симметрии вследствие несовершенства онтогенетических процессов и проявляется в незначительных ненаправленных различиях между сторонами (в пределах нормы реакции организма). Получаемая интегральная оценка морфогенетического гомеостаза биообъекта является ответом на вопрос: какова реакция живого организма на неблагоприятное воздействие, которое имело место в период его развития [16]?

Будучи периодически обновляемой, многократно сдублированной структурой, лист представляет собой своеобразный отпечаток прошлого, скоррелированного и реализованного настоящим, которое показывает перспективы ценопопуляции в будущем. В виде определенной доли асимметрии морфотипических меристических (счетных) признаков между правой и левой сторонами на нем запечатлеваются стрессовые условия абиотической, биотической и антропогенной природы (ксенобиотического прессинга).

При FA (здесь и далее флуктуирующая асимметрия от англ. *fluctuating asymmetry*) различия между сторонами не являются строго генетически детерминированными. Эта асимметрия (в отличие от направленной асимметрии и антисимметрии) не имеет самостоятельного адаптивного значения. Она лишь является выражением незначительных нарушений симметрии, допускаемых естественным отбором, и отражает стабильность развития. Оценка величины FA представляет собой корректный способ формализации степени отклонения развития особи и даже популяции от нормы [4].

В целом симметрия, точная или приближенная, является важнейшим свойством подавляющего большинства живых организмов. С об-

щих естественно-научных позиций симметрия в качестве имманентной характеристики тел материального мира может быть определена как инвариантность физической и геометрической системы по отношению к различного рода преобразованиям. Вид этих преобразований определяет тип симметрии рассматриваемого объекта. Чаще всего под симметрией понимают инвариантность относительно изометрических преобразований пространства (операций симметрии) – поворотов, отражений в плоскости, инверсии в точке, параллельных переносов пространства, а также всевозможных их комбинаций. Однако можно говорить и о перестановках отдельных частей системы, о симметрии подобия и т. д.

Д. Б. Гелашвили, Е. Н. Солдатов и Е. В. Чупрунов [2] предлагают называть объект, который состоит из частей, равных относительно какого-либо признака, симметричным. Проверить равенство объектов или частей системы можно с помощью некоторого преобразования, совмещающего равные объекты или части одного и того же объекта. В природе чаще всего встречаются лишь приблизительно симметричные (псевдосимметричные) системы, об инвариантности которых относительно операций симметрии также можно говорить лишь приблизительно. Такая симметрия может возникать, например, в результате процессов, сопровождающихся нарушением идеальной симметрии.

К этому типу изменений можно отнести флуктуирующую асимметрию билатеральных признаков. Д. Б. Гелашвили, Е. Н. Солдатов и Е. В. Чупрунов считают, что асимметрия, наряду с симметрией, представляет собой имманентную дуалистическую характеристику биообъекта, неизбежно проявляющуюся в онтогенезе.

Таким образом, FA организмов по билатеральным признакам можно рассматривать как случайное макроскопическое событие, заключающееся в независимом проявлении либо на левой, либо на правой, либо на обеих сторонах биообъекта, но в разной степени выраженных признаков, являющихся итогом стохастических микроскопических процессов.

Уровень морфогенетических отклонений (то есть FA) от нормы оказывается минимальным лишь при определенных (оптимальных) условиях среды и неспецифически возрастает при любых стрессовых воздействиях.

Несмотря на то, что во главу угла ставится состояние живого организма, интегральная оценка воздействий факторов среды на функционирова-

ние буферных гомеостатических механизмов, обеспечивающих оптимальное протекание процессов развития, осуществляется на более высоком уровне – популяционном.

На макроскопическом уровне ФА предлагают использовать как меру в оценке стабильности развития организма. В качестве показателей стабильности развития обычно рассматривают нарушения развития (фенодевиации) и онтогенетический шум. Последний обуславливается стохастичностью молекулярных процессов, лежащих в основе экспрессии генов. Следовательно, ФА может служить и мерой онтогенетического шума и, как подчеркивает В. М. Захаров и др. (2001), «... преимущество подхода состоит в том, что при этом известна генетическая заданная норма – симметрия, отклонения от которой в ходе развития и представляют собой онтогенетический шум».

Очевидно, что для оценки величины ФА по интегральному показателю имеет значение как частота проявления асимметричного признака (то есть «пенетрантность»), так и его выраженность (величина), или «экспрессивность» [2].

Экспериментальная часть

С целью изучения влияния *I. obliquus* на радиальный прирост ствола дерева анализировались пробы ядер древесины до сердцевины с высоты 1,30 м, высверленные возрастным буровым у инфицированных и здоровых деревьев, которые в каждом отдельном случае располагались неподалеку от контаминированных, одного класса возраста (VII класс возраста как наиболее характерный для березняков, произрастающих на территории трех лесничеств Ульяновской области, в полной мере отражающих природную обстановку региона: Барышского, Вешкаймского и Ульяновского). Объем каждой из двух выборок был равен семи. Деревья со стерильной формой гриба *f. sterilis* (Vanin) Nikol. подбирались таким образом, чтобы размер бесплодных наростов на них был примерно одинаковым и близким к среднему по испытаниям.

Поскольку при благоприятных условиях продолжительность периода роста гриба составляет порядка 10–15 лет [11, 19, 25], то в данном эксперименте у зараженных экземпляров деревьев прирост анализировался за последние 10 лет. Прирост здоровых деревьев отсчитывался с 1948 г. На рис. 1 проиллюстрирована графическая форма изменения во времени ширины го-

дичных слоев древесины указанных категорий деревьев.

Так как в эксперименте с приростом число результатов измерений $n \leq 15$, то их принадлежность к нормальному распределению не проверялась [7]. При этом статистическая обработка данных осуществлялась методом попарных сравнений, который допускает проведение математического анализа сопоставляемых выборок по параметрам нормального распределения либо распределения Стьюдента [23].

В биологических исследованиях зачастую считается достаточным используемый в нашей работе 5 %-ный уровень значимости (вероятность ошибочной оценки $p=0,05$) [13].

Величина интегрального показателя флуктуирующей асимметрии ассимиляционного аппарата березы определялась в соответствии с методологией оценки качества среды, разработанной В. М. Захаровым с соавторами и изложенной в Методических рекомендациях [16], с той лишь оговоркой, что целью настоящего исследования являлся непосредственно анализ самого воздействия стресс-факторов, детерминирующих характер несовершенства контролирующих онтогенез механизмов, в то время как в рекомендациях речь идет об оценке качества среды – ее имманентного состояния, необходимого для обеспечения здоровья человека и других видов живых существ. В сущности, данные обстоятельства, являясь двумя сторонами одного целого, все же делают возможным применение пятибалльной шкалы оценки отклонений состояния организма от условной нормы по величине интегрального показателя стабильности развития для березы повислой, созданной преимущественно по коррелированию с уровнем поллютантно-техногенных эмиссий (к тому же разработанной для конкретной территории и конкретных объектов исследования, то есть являющейся относительной, что допускает некоторую условность в трактовке результатов), и к данному эксперименту.

Руководствуясь вышеизложенным с целью отображения наиболее полного представления о закономерностях влияния *I. obliquus* на жизнеспособность березы, автор настоящей работы считал возможным задать некую отправную точку исследования в форме вариантов и всего спектра условий произрастания березы в нагорных районах северной части Барышского лесничества. Выбор мест отбора проб не был случайным. Он определялся наличием сходной природной обстановки по фоновому уровню техногенной на-

грузки с той, которая приводится в большинстве исследований, касающихся данной тематики, как контрольная (относительно не подвергшаяся воздействию) [6, 7, 10]. Расположение на дистанцированном расстоянии от выбранных биотопов промышленных предприятий позволяет пренебречь их влиянием и полностью оправдывает как использование уже разработанной до настоящего времени шкалы для техногенного воздействия, так и соотнесение с ее баллами полученных в итоге результатов.

Таксационные показатели определялись по стандартной методике с применением материалов лесоустройства [14].

Объектами исследования были обозначены биотопы березы повислой, и только в одном случае оказалась представленной береза пушистая. В конкретном случае контрольный (нерасстроенный) биотоп – простой (один ярус) чистый березовый выдел с составом 10Б – был репрезентирован тремя модификациями: здоровой березой пушистой, здоровыми и инфицированными *I. obliquus* экземплярами березы повислой, где, в свою очередь, эталоном служила здоровая *B. pendula*. Помимо данного местообитания, рассматривались также следующие биотопы с участием березы повислой: простой выдел с составом 6С4Б на границе с многолетней невозобновившейся вырубкой, расположенной с его северной стороны (на границе примыкания достаточно света); участок леса (10С + Б, простой) возле лесохозяйственной дороги, с противоположной стороны окаймленной стеной более зрелого леса; полезащитная лесополоса, состоящая только из одновозрастной березы (само поле, ограниченное со всех сторон лесом, преимущественно сосной, представляет собой разделенную пополам противоэрозионным лесным участком непокрытую лесом площадь с хорошим, вследствие ее длительного до того сельхозобращения, самосево сосны от стен леса и березы от лесополос).

Тип леса может быть охарактеризован как сосняк бруснично-зеленомошниковый (С брзм), тип условий местопроизрастания – как эдапот А2; I и II классы бонитета, почвы песчаные слабоподзолистые. Трофотоп А в общем трофогенном ряду представлен самыми бедными по плодородию почвами, а индекс 2 гигротопы предполагает наличие здесь мезофильных (то есть свежих) условий.

Сбор материала проводился после остановки интенсивного роста листьев (в средней полосе начиная с июля), в данном случае – 01.07.2011 г., что объясняется приближением флуктуирующей

асимметрии морфологических признаков листовой пластинки к некоторой итоговой величине в связи с достижением зрелости большинством листьев дерева. Листья у березы были собраны из нижней части кроны с максимального количества доступных веток равномерно вокруг дерева. Тип побега не изменялся в серии сравниваемых выборок. Листья среднего (сходного) для каждого растения размера собирались только с брахибластов. Каждая выборка включала в себя 100 листьев (по 10 листьев с 10 деревьев). Промеры осуществлялись по 5 морфологическим признакам (стандартный набор), характеризующим стабильность формообразования листовой пластинки в онтогенезе.

Коэффициент FA определялся с использованием алгоритма нормированной разности как среднее арифметическое суммы относительной величины асимметрии по всем признакам у каждой особи, отнесенное к числу используемых параметров. Для мерных признаков величина асимметрии рассчитывалась как различие в промерах слева и справа, отнесенное к сумме промеров на двух сторонах.

В этом случае проверка гипотезы о нормальном законе распределения генеральной совокупности осуществлялась по критерию соответствия χ^2 К. Пирсона [3]. Статистической проверке гипотезы о законе распределения предшествовал анализ эмпирического распределения функции. На основании графика и главных характеристик (математического ожидания, дисперсии, асимметрии и эксцесса) выдвигалась гипотеза о соответствующем законе распределения. Статистическая значимость различий между выборками по величине среднего относительного различия между сторонами на признак определялась по t-критерию Стьюдента при 5 %-ном уровне значимости (вероятность ошибочной оценки $p=0,05$) [13]. С помощью критерия Фишера – Снедекора предварительно проверялась гипотеза о равенстве генеральных дисперсий [3].

Критерий согласия χ^2 представлял собой сумму квадратов отклонений эмпирических частот n_i от вычисленных или ожидаемых частот n'_i , отнесенную к теоретическим частотам, то есть

$$\chi^2_{\text{набл}} = \sum_{i=1}^q \frac{(n_i - n'_i)^2}{n'_i},$$

где q – число интервалов ряда, частоты которых сравнивают ($q = \sqrt{n}$).

Величина (шаг – разность между двумя соседними вариантами) интервала определялась по формуле:

$$h \approx \frac{\rho}{q} \approx \frac{x_{\max} - x_{\min}}{q},$$

с ρ – размахом вариационного ряда (разностью между последним (наибольшим) и первым (наименьшим) значениями в вариационном ряду).

Середины частичных интервалов рассчитывались:

$$x_i^* = \frac{x_i + x_{i+1}}{2}.$$

В качестве частоты n_i варианты x_i^* принималось число вариант, которые попадали в i -й интервал, причем $\sum n_i = n$.

Теоретические частоты вычисляются следующим образом:

$$n_i' = \frac{nh}{\sigma_a} \cdot \varphi(u_i),$$

где некоторая условная величина

$$u_i = \frac{x_i^* - \bar{x}^*}{\sigma^*}$$

и ее функция нормального распределения

$$\varphi(u) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{u^2}{2}},$$

\bar{x}^* – выборочная средняя, σ^* – выборочная девиата (среднее квадратическое отклонение).

Нулевая гипотеза H_0 сводилась к предположению, что различия, наблюдаемые между эмпирическими и вычисленными или ожидаемыми частотами, носят исключительно случайный характер. Для проверки нулевой гипотезы фактически полученная величина $\chi_{набл}^2$ сравнивалась с ее критическим значением $\chi_{кр}^2$. В случае выполнения неравенства $\chi_{набл}^2 \geq \chi_{кр}^2$ принималась альтернативная (конкурирующая) H_0 -гипотезе на принятом уровне значимости α с числом степеней свободы k согласно [13]. Критические же точки $\chi_{кр}^2$ являются табличными величинами.

Число степеней свободы находилось по равенству

$$k = q - 1 - r,$$

где r – число параметров предполагаемого распределения, которые оценены по данным выборки.

В частности, при предположении о нормальном распределении оцениваются всего два параметра (математическое ожидание и среднее квадратическое отклонение), поэтому $r = 2$ и число степеней свободы $k = q - 1 - r = q - 1 - 2 = q - 3$.

И далее, если данные наблюдения все же согласовывались с предположением о нормальном распределении генеральной совокупности, то проверялась следующая H_0 -гипотеза, сущность которой сводилась к тому, что разница между генеральными параметрами сравниваемых групп равна нулю. Предпочтение при этом обычно отдается параметрическим критериям, обладающим большей мощностью по сравнению с непараметрическими при нормальном распределении признака.

Из критериев первой категории в биометрии применяют t -критерий Стьюдента и F -критерий Р. Фишера. Первый используется для сравнительной оценки средних величин, второй – для оценки дисперсий.

Переменная величина t , следующая t -распределению Стьюдента с числом степеней свободы $k = (n_1 - 1) + (n_2 - 1) = n_1 + n_2 - 2$, в исследованиях настоящей работы, посвященных анализу ФА, рассчитывалась по формуле:

$$t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{S_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}}.$$

Ошибка разности средних $S_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}$ при $n_1 = n_2$ (равночисленные выборки) определялась:

$$S_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2} = \sqrt{\frac{\sum(x_i - \bar{x}_1)^2}{n(n-1)} + \frac{\sum(x_i - \bar{x}_2)^2}{n(n-1)}} = \sqrt{\frac{\sum(x_i - \bar{x}_1)^2 + \sum(x_i - \bar{x}_2)^2}{(n-1)n}}.$$

H_0 -гипотезу отвергают, если фактически установленная величина t -критерия ($t_{набл}$) превзойдет или окажется равной критическому (стандартному) значению $t_{кр}$ этой величины для принятого уровня значимости α и числа степеней свободы k , то есть при условии $t_{набл} \geq t_{кр}$.

Следует заметить, что вышеизложенное применение t -критерия предполагает, что дисперсии сравниваемых групп одинаковы: $\sigma_1^2 = \sigma_2^2$. Если это не так, то величина критерия исчисляется по формуле

$$t = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|}{\sqrt{\frac{s_1^2}{n_1} + \frac{s_2^2}{n_2}}}$$

а число степеней свободы при $n_1 = n_2 = n$ –

$$k = n - 1 + \frac{2n - 2}{\frac{s_1^2}{s_2^2} + \frac{s_2^2}{s_1^2}}$$

F-критерий находится

$$F = \frac{s_1^2}{s_2^2}, \text{ при } s_1^2 \geq s_2^2.$$

Так как принято брать отношение большей дисперсии к меньшей, то критерий всегда $F \geq 1$. Если сравниваемые выборки извлечены из одной и той же генеральной совокупности или из разных совокупностей с дисперсиями σ_1^2 и σ_2^2 , равными друг другу $\sigma_1^2 = \sigma_2^2$, то величина F-критерия не превысит табулированные критические точки ($F_{кр}$) для $k_1 = n_1 - 1$ и $k_2 = n_2 - 1$ (где k_1 и k_2 – числа степеней свободы для большей и меньшей дисперсий соответственно)

и принятый уровень значимости α . Если же выборки взяты из разных совокупностей с их параметрами σ_1^2 и σ_2^2 , не равными друг другу, то $F_{набл} \geq F_{кр}$ и нулевая гипотеза должна быть отвергнута [13].

Для удобства представления полученных результатов использована балльная шкала оценки стабильности развития [16], как уже оговаривалось, где при значении величины асимметрии до 0,040 стабильность развития оценивается в 1 балл; от 0,040 до 0,044 – 2 балла; от 0,045 до 0,049 – 3 балла; от 0,050 до 0,054 – 4 балла; при значении выше 0,054 – 5 баллов. С увеличением индекса флуктуирующей асимметрии и, соответственно, балла нарушения гомеостаза развития березы становятся более значимыми.

Обсуждение результатов и выводы

Безусловно, большой вклад в общий тренд уменьшения радиального прироста абсолютно всех опытных деревьев вносят естественное возрастное снижение ростовых процессов и специфика формирования выборочных совокупностей в данном эксперименте (рис. 1).

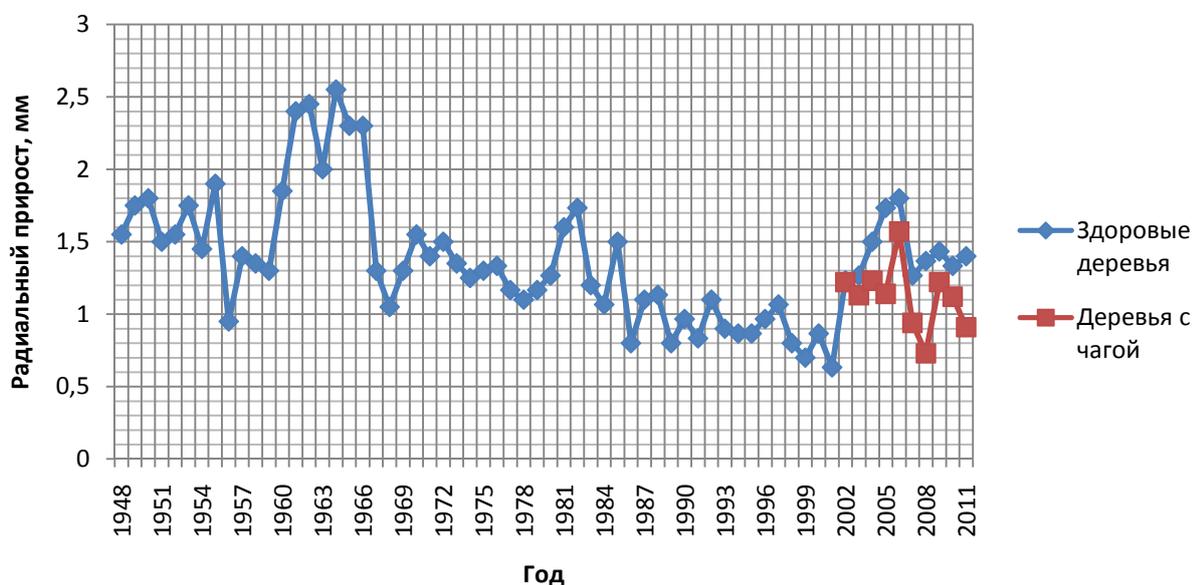


Рис. 1. Динамика радиального прироста здоровых и с контаминацией *I. obliquus* деревьев березы повислой

Табличное значение критерия достоверности $t=2,45$ (0,05, 6) превзошли опытные данные t 2005 года (4,40), 2007 (3,23), 2008 (6,00) и 2011

(2,75), что свидетельствует о статистической значимости различий величин радиального прироста пораженной *I. obliquus* и здоровой березы

(только в эти четыре года), а также возможном времени (2005–2007 гг.) начала развития патогена на испытуемых деревьях. В это время, вероятнее всего, формирование бесплодного мицелия *I. obliquus* еще не происходило (не наступал момент выхода наружу грибницы и начала развития чаги), поскольку до образования стерильных наростов на стволе дерева проходит около трех лет [18, 21].

На графике (рис. 1) на фоне общего асинхронного снижения прироста древесины по радиусу ствола деревьев с контаминацией по отношению к здоровым можно наблюдать два верхних условных экстремума функции (2006 г., прирост по опытным данным с учетом ошибки – $1,57 \pm 0,15$ мм; 2009 г. – $1,22 \pm 0,06$ мм), выражающей зависимость изменения ширины годичного кольца от действия и стадий развития инфекционного начала. Видно также и то, что текущий прирост деревьев по радиусу, которые впоследствии оказывались зараженными *I. obliquus*, к самому моменту инфицирования уже имел отрицательный тренд на хронограмме (с 2003 по 2005 гг.). Это не противоречит ранее сделанным выводам, согласно которым трутовик скошенный поражает деревья с разнообразными механическими повреждениями, в свою очередь, ослабляющими их [деревьев] жизнеспособность.

В целом наблюдается общее снижение радиального прироста у инвазированных деревьев, отдельные значения которого хотя и приближались к дендрограмме (возрастной кривой текущего прироста) здоровых экземпляров, но тем не менее располагались ниже нее. Ослабление прироста древесины по диаметру ствола у зараженных *I. obliquus* деревьев вполне понятно. Любое инфекционное заболевание обуславливается нарушением многих физиологических процессов в растении: фотосинтеза, дыхания, транспирации и т. д. Действие патогена выражается в активном и разнообразном влиянии физиологически активных веществ возбудителя болезни не только на клетки и ткани питающего растения, но и на его ферментативный аппарат. Это воздействие имеет сложный характер [24]. Но необходимо особо отметить, что первые следствия непосредственно детерминируются лишь одной прямой причиной, а именно – деструкцией и закупоркой проводящих тканей растения, происходящих вследствие гнили и приводящих к утрате последними своих функций. В результате этого доступ к ассимиляционным тканям питательных веществ и воды, необходимых для протекания реакций метабо-

лизма в фотосинтетическом аппарате, постепенно перекрывается. Данная изоляция со временем только усиливается, приводя в конечном итоге к гибели растения.

Поскольку коррозионная гниль, вызванная *I. obliquus*, локализуется в ядре (в центральной части ствола), где сосредоточена мертвая древесина, не играющая первостепенной сингулярной роли в жизнедеятельности дерева, то на начальных этапах развития патогена рост дерева обычно даже не ослабляется. Однако по мере продвижения гнили к периферии и при захвате заболонных частей ствола у березы начинает наблюдаться уменьшение прироста. Это становится еще экспрессивнее и благодаря тому, что гниль от *I. obliquus* носит активно развивающийся характер. Немонотонное снижение радиального прироста у контаминированных деревьев по сравнению со здоровыми, по-видимому, связывается с адаптационным синдромом (теория стресса Ганса Селье), детально рассматриваемым в специальной литературе, а потому здесь не дублируемым.

Димерный однофакторный корреляционно-регрессионный анализ сопряженности и тесноты силы, а также сгущенности связи между активностью инфекционного начала и жизнеспособностью дерева, оцениваемой по вариации девиаций ширины его годичных колец на «абстрактном» поперечном спиле ствола, осуществлялся по соответствующим им признакам: предиктору – виталитету инвазированной березы патологическим агентом во временном сечении с дифференцировкой и последующей за ней градуировкой многолетия деструктивного процесса 12 месяцами и отклику – величине среднего арифметического радиального прироста стволовой древесины пораженных грибом деревьев. Момент отсчета по факторному признаку x совпадал с 2006 г., когда, по всей вероятности, и могла произойти контаминация березы, а регрессный финитный и терминальный маркер имел значение 2011 г. – соответственно года эмпирической выборки древесных кернов со стволов березы.

Коэффициент корреляции $r = -0,41$, что, предположительно, свидетельствует о наличии обратной умеренной линейной связи между индексом радиального прироста и интенсивностью ксилотиза *I. obliquus*. Подобное заключение сделать позволительно в силу отрицательного знака и расположения в интервале абсолютных значений $0,25 \leq |r| \leq 0,50$ линейного корреляционного коэффициента. Но все же на проверку оказывается, что и этого недостаточно – r в целом незна-

чим, а потому определенно заключить, возможна ли здесь или нет взаимозависимость между объясняемой Y и объясняющей X переменными, мы не можем. На данное обстоятельство, в частности, указывает t -критерий Стьюдента, в соответствии с которым $|t_{набл}| = |-0,90| < t_{кр} = 2,78$. При дальнейшей пролонгации анализа по намеченному паттерну (алгоритму) станет также очевид-

ным и то, что аппроксимирующая величина постулируемого тренда оказывается не способной превысить 17 % дескриптивный прогностический барьер анализируемой функции ($R^2 = 0,17$). Иными словами, подавляющее количество факторов (83 %) моделью линейного полинома (момента) не учитываются (рис. 2).



Рис. 2. Уравнение линейной регрессии влияния деструктивной активности *I. obliquus* на виталитет деревьев березы повислой

Достоверность регрессионного уравнения в целом и коэффициента детерминации также не подтверждает и F -критерий Фишера, эмпирическое значение которого 0,82 намного меньше допустимого порогового 7,71 (0,05, 1, 4). В этом случае достоверность была бы признана только лишь при значимости 0,42 (критическом уровне F -статистики для данной регрессии), что в сумме с недостоверностью различий между рядом значений радиального прироста в отдельные годы двух выборочных совокупностей и ненадежностью показателей самого уравнения по отдельности делают абсолютно неприемлемой всю модель в целом.

Однако если в качестве меры адекватности регрессионной функции статистическим данным рассматривать все тот же самый коэффициент детерминации R^2 , а полиномиальной линией тренда графически отображать тенденцию данных посредством их аппроксимации и сглаживания (рис. 3–6), то уже с полинома 3 степени в постулируемую модель зависимости толщины годичных слоев древесины березы на спиле от патактивности макромицета начинает хорошо вписываться 89 % остаточных факторов (рис. 4, $R^2 = 0,89$). Как правило, на практике чаще всего применимы мультиноми-

альные модели со степенью ниже 5-й. Многочленный тренд 4-й степени (рис. 5) с мерой определенности, весьма близкой аналогичному параметру предыдущей регрессии, обозначается $R^2 = 0,90$ (представлен на рис. 5), и это уже однозначно позволяет остановиться на выборе и использовании кубической параболы для прескрипции и экстраполяции рассматриваемого в настоящей работе результативного признака y в зависимости от продолжительности действия и стадий онтогенетического развития инфекционного начала (фактор x) и всецело оптимально в нашем случае. На данный факт указывает и асинхронизм в спаде темпов прироста по диаметру инвазированных деревьев относительно здоровых (рис. 1), когда на дендрограмме отчетливо прослеживалась бифазная зависимость функционирования адаптационных режимов инфицированной березы от длительности протекания ксилолитического процесса. Следовательно, между сравниваемыми параметрами в действительности присутствует скорее не линейная, а криволинейная корреляция. С $k = 5$ (рис. 6) морфограмма мультинома является const, а аппроксимирующая величина приближается к 1, то есть к 100 % учитываемости регрессией предикторов.

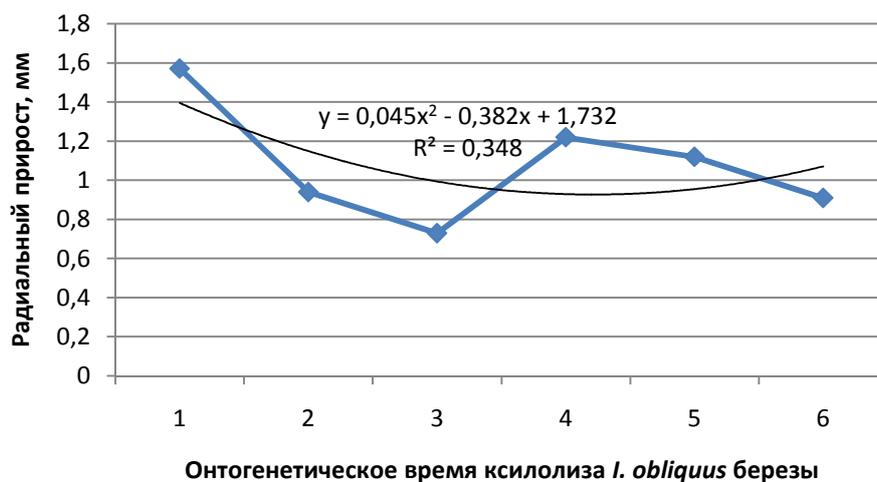


Рис. 3. Параболическая кривая зависимости стресс-толерантности березы от времени развития на ее стволовой древесине *I. obliquus*

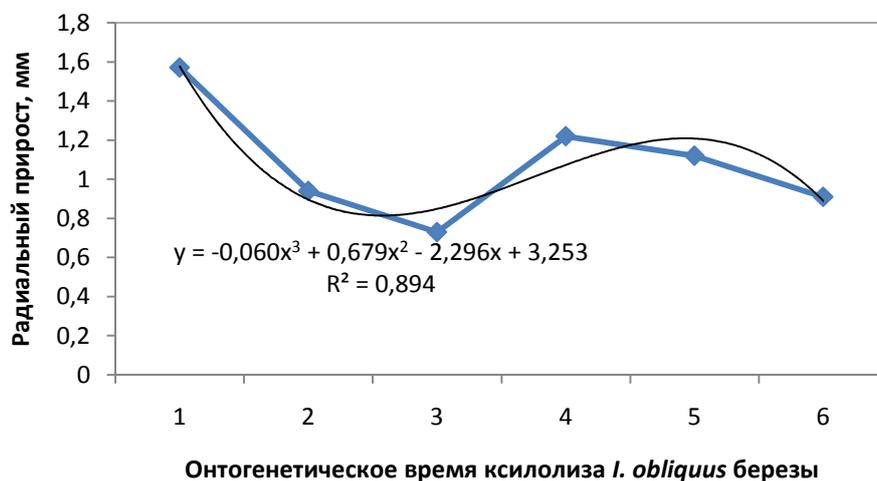


Рис. 4. Кубическая парабола соотношения активность *I. obliquus* – жизненное субстратное состояние *B. pendula*

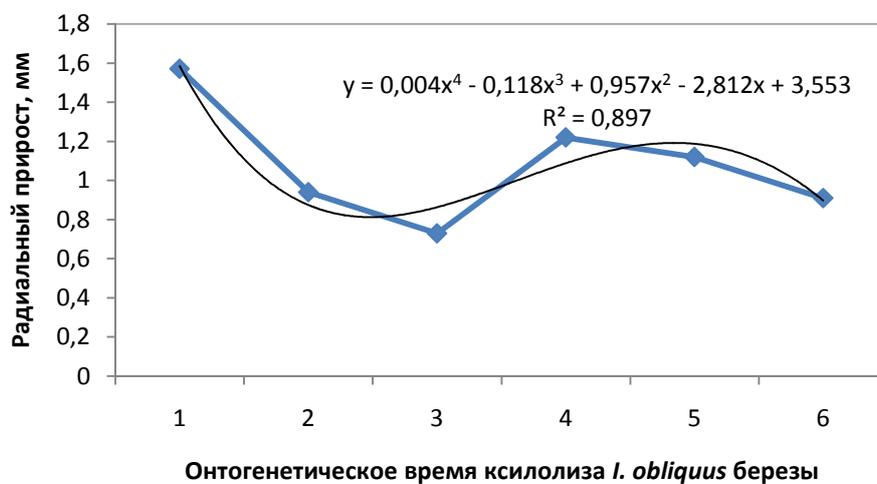


Рис. 5. Полиномиальный тренд 4-й степени взаимозависимости радиального прироста березы и деструктивной активности *I. obliquus*

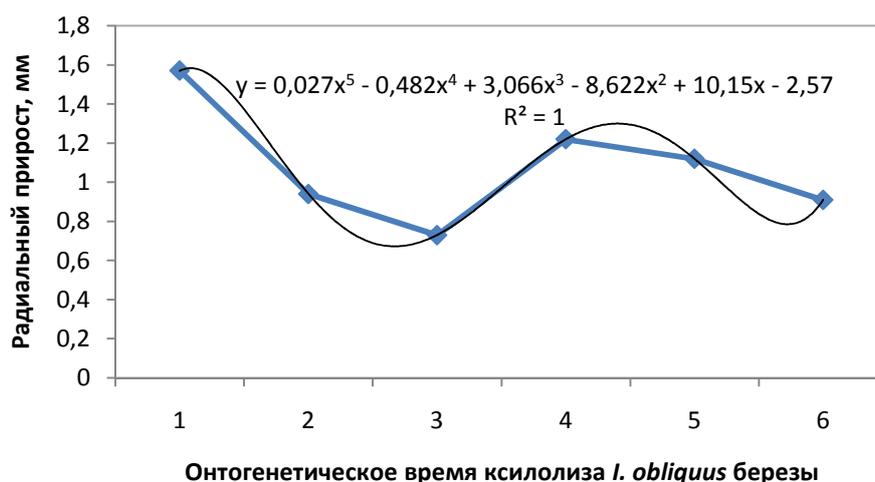


Рис. 6. Полином 5-й, 6-й и др. степеней зависимости импакции интенсивности ксилолиза *I. obliquus* на виталитет деревьев березы повислой

Однако необходимо особо подчеркнуть, что настоящая агрегированная эмпирическими данными димерная совокупность в сумме с формализованными под нее полиномиальными кривыми тех или иных постулируемых уравнений регрессии, обладающими высокой точностью трендовой компоненты, не дают исчерпывающего ответа на вопрос касательно инвариантного дефинирования флуктуаций и aberrаций радиального прироста березы патогенезом скошенного трутовика в силу неотъемлемой и так часто присущей любым другим вероятностным моделям стохастичности статистических событий, континуально порождаемой спецификой самого экспериментального поля, постоянно наличествующей на протяжении опыта и сопровождаемой ошибками совокупностной репрезентативности, не способными быть, так или иначе, жестко отчерченными дефинитными рамками причинно-следственного детерминизма. Иная формулировка вышесказанного – на состояние подобных этой исследуемых моделей оказывает влияние не только большое количество разнообразных внешних факторов, но и сочетание их совместных воздействий (синергия). Кроме того, причины возникновения и проявления взаимных связей могут являться следст-

ствием либо существования действительной зависимости между изучаемыми переменными величинами, либо воздействием случайных факторов извне, либо, наконец, и того, и другого одновременно. В процессе статистического анализа необходимо учитывать, что результативный признак подвержен влиянию не только независимых переменных, но и не принятых во внимание или случайных факторов, а также присутствию неизбежных ошибок измерения переменных величин при сборе и регистрации исходных данных. Именно поэтому в математике и моделировании биологических процессов в подобных случаях все чаще и все отчетливее намечается тенденция ухода от описания механизмов функционирования органических структур и систем мультиномиальными уравнениями в пользу линейаризации зависимостей.

Значения интегрального показателя флуктуирующей асимметрии комплекса морфологических признаков листовой пластинки деревьев из шести рассматриваемых выборок, по которым можно судить об общей фенотипической изменчивости их фотосинтетического аппарата, рассчитанные по алгоритму нормированной разности, представлены в табл. 1.

Таблица 1

Коэффициенты FA ассимиляционного аппарата *Betula*

Категории деревьев и биотопы	Интегральный индекс (FA)	Удельный процент уклонения флуктуаций относительно контроля, %	Балл морфогенетического гомеостаза	χ^2	t
Лесохозяйственная дорога	0,039±0,002	97,5	1	8,03	0,35
Граница с вырубкой	0,039±0,002	97,5	1	7,88	0,35
Лесополоса	0,037±0,001	92,5	1	7,39	1,34

Деревья с чагой	0,058±0,003	145	5	10,86	4,99
<i>Betula pubescens</i>	0,043±0,001	107,5	2	7,37	1,34
Контроль	0,040±0,002	100	2	9,12	–

Анализ эмпирического распределения данных во всех экспериментальных группах допускает целесообразность статистической проверки гипотезы о соответствии генеральных совокупностей, из которых были сформированы выборки, распределению Гаусса. Здесь число степеней свободы $k=7$, поскольку количество интервалов ряда $q = \sqrt{100} = 10$.

В каждом из представленных случаев критерий согласия χ^2 К. Пирсона позволяет не опровергать предположение о нормальном распределении генеральной совокупности при заданном уровне значимости в 5 %, так как все полученные в конечном итоге величины $\chi^2_{набл}$ оказались меньше $\chi^2_{кр} = 14,1$ (0,05, 7). Последнее также способствовало обстоятельной оценке достоверности наблюдаемых различий между выборочными средними по t-критерию Стьюдента.

Лишь у единственной пары выборок (деревья с чагой и контроль) фактически полученная величина t превзошла критическое значение с поправкой Бонферрони для множественных сравнений с контрольной группой $t_{кр} = 2,92$ (0,01, 16). При этом с аналогичной поправкой относительно контроля были одинаковыми значения $t_{кр}$ у первых двух совокупностей (лесохозяйственная дорога и граница с вырубкой) – 2,88 (0,01, 18) и у других оставшихся (лесополоса и береза пушистая) – 3,01 (0,01, 13).

По-видимому, здесь характер детерминации действия средовых стресс-факторов широкого понимания на дисперсию значений морфологических признаков (как раз один из них – FA ассимиляционного аппарата) органов деревьев описывается теми же причинами, которые своими следствиями оказывали влияние на изменение биохимических показателей соответствующих структур и были ранее подробно рассмотрены во многих аналогичных работах зарубежных и отечественных ученых. Подобное имеет гипотетическое право на существование, поскольку в силу строгой приуроченности растений к локальной территории и актуализированного воздействия на них все тех же элементарных стрессоров, уникально прояв-

ляющегося в случае отдельных типов выборок, схожая динамика отклика в ответ на раздражитель свойственна многим физиолого-биохимическим и морфогенетическим показателям вследствие их взаимообусловленности. В связи с этим (как пример) уместно вспомнить о двухфазном характере зависимости содержания фотосинтетических пигментов и величины флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой от уровня антропогенной нагрузки [7], когда в первую ее фазу нарастание антропогенной нагрузки приводило к нарушению гомеостаза березы (происходило падение содержания всех основных фотосинтетических пигментов в ассимиляционном аппарате, а также снижение стабильности развития и увеличение FA морфологических признаков листа), во вторую – дальнейшее усиление антропогенного пресса, напротив, нормализовало состояние гомеостаза (уменьшало величину FA и увеличивало содержание пигментов в листьях).

У деревьев, расположенных на границе примыкания насаждения к открытому пространству (вырубке) и произрастающих внутри древостоя, показатели морфологической асимметрии различаются (0,039±0,002 против 0,040±0,002). Это указывает на факт присутствия менее суровых стрессовых условий затенения для светолюбивой березы в периферийной части таксационного выдела, нежели внутри лесного массива. Вполне понятно, что по мере ухудшения светового режима, происходящего по градиенту периферия – центр насаждения, существенно снижается стабильность развития породы [16].

Сходным образом можно интерпретировать и различия, наблюдаемые в общей фенотипической изменчивости листовой пластинки березы, формирующей насаждение в целом и полезащитную лесополосу, – характер морфогенетических отклонений растений в биотопах, судя по всему, лимитируется интенсивностью внутривидовой конкуренции. Береза с полезащитной лесополосы по сравнению со всеми остальными выборками имеет наименьший индекс FA (0,037±0,001).

Здесь речь идет о конкуренции вообще, а не только за свет в частности. На это указывает и величина интегрального показателя FA ассимиляционного аппарата деревьев, расположенных рядом с лесохозяйственной дорогой. Как показывает табл. 1, коэффициент FA данной совокупности составляет 0,039±0,002 и в точности совпадает со значением

аналогичного показателя второй экспериментальной группы из всех, представленных в настоящей работе (граница с вырубкой), хотя в первом участке леса по сравнению со вторым явно худший световой режим, поскольку на противоположной стороне магистрали возвышается стена более зрелого леса.

Интегральный индекс FA способен отражать и рекреационный прессинг, который в случае с лесохозяйственной дорогой должен быть выражен в снижении коэффициента асимметрии листа относительно FA фотосинтетического аппарата деревьев с менее нарушенной территории (например, граница с вырубкой). Однако этого не наблюдается. Этому можно найти объяснение, если обратить внимание на видовой состав данного выдела, располагающего в своей структуре общего запаса лишь небольшим процентом березы (простой выдел, 10С + Б; необходимо напомнить, что формула состава пограничного с вырубкой биотопа описывалась как 6С4Б). Следовательно, конкуренция между деревьями переходит из одного ранга в другой: внутривидовой ее вид (когда растения испытывают одни и те же потребности) в большей степени сменяется межвидовым, а по доступу света сосна здесь не стесняет березу, поскольку последняя порода ограничивает свой рост на периферии, не вступая в насаждение, то есть произрастает исключительно возле магистрали, где все же имеется доступ к свету. Сама трасса характеризуется небольшой интенсивностью автопотока, в основном зависящей от проезда специализированного лесохозяйственного транспорта (а потому очень редко оказывающего негативное воздействие на лесную экосистему) в силу крайне низкой общей транспортной доступности к указанному массиву – необеспеченности территории автомобильными подъездными путями общего пользования. Последствия от отрицательного влияния на биогеоценоз в таком случае быстро погашаются растительным сообществом благодаря отлаженному и выверенному действию его буферных гомеостатических механизмов, что, в свою очередь, находит отражение в интегральном индексе FA.

Поэтому, учитывая вышеизложенные обстоятельства и синергию действия факторов (констелляцию), равенство коэффициентов FA у двух выборочных совокупностей (л/х дорога и граница с вырубкой) следует рассматривать

как объективную закономерность, продиктованную естественными законами, и в меньшей мере стохастичностью событий.

По величине интегрального индекса FA *B. pubescens* превосходит контроль ($0,043 \pm 0,001$ и $0,040 \pm 0,002$), что определенно говорит о гораздо худших (по сравнению с *B. pendula*) эдафических условиях роста пушистой березы в данном лесном массиве (эдатоп лишь А2), для нормальной жизнедеятельности которой требуется достаточно высокая влагообеспеченность почвы.

Таким образом, тренд значений индекса FA листовой пластинки деревьев рассматриваемых выборок касательно контрольной группы и совокупности с инвазией патогена проявляет синхронность к аналогичным линиям приростного по радиусу колец показателя (рис. 1) в рамках тождества совокупностей. Дисперсия значений указанных параметров и их соотношения различаются в силу специфичности биосинтеза, транспорта и аккумуляции отдельных химических соединений и процессов фенотипической адаптации разнородных гистологических систем, оказывающих влияние на формирование морфологических структур растений (следовательно, и на FA).

Морфогенетическая стабильность развития рассмотренных деревьев в эквиваленте балльной шкалы предстает в следующей форме: у зараженных *I. obliquus* (Pers.) Pil. экземпляров индекс асимметрии флукуаций находится в интервале 5 баллов, что соответствует критическому состоянию березы, находящейся в крайне угнетенном состоянии (удельный процент уклонения флукуаций относительно контроля – 145 %), и значительно превышает FA всех остальных опытных групп; система пространственной структуры повислой березы в ряду многофакторной градации центр – периферия лесного участка опосредована хотя и близкими значениями коэффициентов флукуирующей асимметрии фотосинтетического аппарата, но все же не находящими отражения своего тождества в баллах (в центральной части, состоящей из пушистой и повислой берез, 2 балла – начальные и незначительные отклонения от нормы, в периферической 1 балл – условно нормальное развитие деревьев); схожий с периферической частью лесного массива морфогенетический гомеостаз, судя по балльной шкале оценки отклонений состояния организма от условной нормы по величине интегрального показателя стабильности развития для *B. pendula*, имеют еще две совокупности (л/х дорога и граница с вырубкой) – 1 балл. Во всех случаях возрастание величины FA указывает на увеличение флукуаций

в регуляторных механизмах, контролирующих процессы роста и деления клеток листовой пластинки, то есть на их дестабилизацию [7].

Можно сказать, что в целом живые организмы характеризуются структурной упорядоченностью, но для утверждения, что упорядоченность одной системы выше, чем другой, нужно эти упорядоченности измерить. Такая измеряемая и выражаемая числом упорядоченности может относиться только к макросостояниям системы. В распоряжении физики пока имеется лишь одна величина, характеризующая степень упорядоченности, – энтропия. Если ГА организмов по билатеральным признакам рассматривать как случайное макроскопическое событие, заключающееся в независимом проявлении либо на правой, либо на левой, либо на обеих сторонах объекта, но в разной степени выраженных признаков, являющихся итогом стохастических микроскопических процессов, то подходы статистической физики будут вполне оправданы. Флуктуации, рассматриваемые в статистической физике, – особый класс процессов, при которых система из более вероятного (менее упорядоченного состояния) переходит в менее вероятное (более упорядоченное состояние и ее энтропия уменьшается). Н. Винер (2003) отмечал: «Описывая организм, мы не

пытаемся точно определить в нем каждую молекулу ..., мы стремимся разрешить некоторые вопросы, раскрывающие форму строения организмов – форму строения, которая становится более значимой и менее вероятной по мере того, как организм становится, так сказать, более цельным».

В рассматриваемом контексте снижение уровня ГА как меры отклонения от идеальной билатеральной симметрии следует интерпретировать как поддержание или увеличение биологической упорядоченности, за что приходится «расплачиваться» переходом в менее вероятное состояние, оцениваемое уменьшением энтропии [2].

Таким образом, свод положений и формулировок, намеченных по ходу исследования, глубоко уходит своими корнями в толщу почвы физических и физиолого-биохимических изысканий механизмов регуляции баланса отдельных параметров гистоморфологических структур автотрофного организма применительно к процессу деструкции патологическим агентом его защитных, меристематических и проводящих тканей и континуально переводит плоскость изучения схем рецепции сигналов (и откликов на них) экзогенной и эндогенной сред организмом в область эксперимента биохимических реакций описываемых процессов с позиции физиологии растительной клетки и апопласта.

Библиографический список

1. Гелашвили, Д. Б. Влияние лесопатологического состояния березы повислой на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки [Текст] / Д. Б. Гелашвили [и др.] // Поволжский экологический журнал. – 2007. – № 2. – С. 106–115.
2. Гелашвили, Д. Б. Меры сходства и разнообразия в оценке флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков [Текст] / Д. Б. Гелашвили, Е. Н. Солдатов, Е. В. Чупрунов // Поволжский экологический журнал. – 2004. – № 2. – С. 132–143.
3. Гмурман, В. Е. Теория вероятностей и математическая статистика [Текст] : учеб. пособие для вузов / В. Е. Гмурман. – М. : Высш. школа, 1972. – 368 с.
4. Гуртяк, А. А. Оценка состояния среды городской территории с использованием березы повислой в качестве биоиндикатора [Текст] / А. А. Гуртяк, В. В. Углев // Известия Томского политехнического университета. – 2010. – Т. 317, № 1. – С. 200–204.
5. Дружкина, Т. А. Проблемы скрининговой оценки урбанизированных территорий на примере г. Саратова [Текст] / Т. А. Дружкина, Л. В. Лебедь, Н. Н. Гусакова // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н. И. Вавилова. – 2007. – № 1. – С. 6–9.
6. Ерофеева, Е. А. Взаимосвязь физиолого-морфологических показателей листовой пластинки березы повислой с содержанием в ней тяжелых металлов [Текст] / Е. А. Ерофеева, М. М. Наумова // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. – 2010. – № 1. – С. 140–143.
7. Ерофеева, Е. А. Двухфазная зависимость некоторых эколого-морфологических и биохимических параметров листовой пластинки березы повислой от уровня автотранспортного загрязнения [Текст] / Е. А. Ерофеева, В. С. Сухов, М. М. Наумова // Поволжский экологический журнал. – 2009. – № 4. – С. 288–295.
8. Ерофеева, Е. А. Морфогенетические и биохимические аспекты оценки стабильности развития на примере листовых пластинок березы повислой (*Betula pendula* Roth.) [Текст] / Е. А. Ерофеева, М. М. Наумова, А. А. Нижегородцев // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. – 2007. – № 5. – С. 75–77.
9. Зорина, А. А. Характеристика флуктуирующей асимметрии листа двух видов берез в Карелии [Текст] / А. А. Зорина, А. В. Коросов // Труды Карельского научного центра РАН. – 2011. – Вып. 11. – С. 28–36.
10. Ибрагимова, Э. Э. Влияние техногенного химического загрязнения на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки *Armeniaca vulgaris* L. [Текст] / Э. Э. Ибрагимова // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вер-

надского. Серия «Биология, химия». – 2010. – Том 23 (62), № 3. – С. 62–67.

11. Коробцова, З. В. Сохрани растение [Текст] / З. В. Коробцова. – 2-е изд. доп., перераб. – Саратов : Приволж. кн. изд.-во (Ульян. отд.-ние), 1984. – 152 с.

12. Кузнецов, М. Н. Сравнительная характеристика особенностей флуктуирующей асимметрии листьев яблони в разных экологических условиях [Текст] / М. Н. Кузнецов, Л. В. Гольшкин // Сельскохозяйственная биология. – 2008. – № 3. – С. 72–77.

13. Лакин, Г. Ф. Биометрия [Текст] : учеб. пособие для биол. спец. вузов / Г. Ф. Лакин. – 4-е изд., перераб. и доп. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.

14. Лесоустроительная инструкция [Текст] : [утверждена Приказом МПР России от 06.02.2008 г. №31]. – М., 2008. – 56 с.

15. Лукина, Ю. М. Влияние промышленных выбросов комбината «Североникель» на стабильность развития популяции *Betula czerepanovii* Orlova [Текст] / Ю. М. Лукина, Н. В. Василевская // Экологические проблемы промышленных городов. Сборник научных трудов ; под ред. профессора Е. И. Тихомировой. – Ч. 1. – Саратов, 2011. – С. 244–246.

16. Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур) [Текст] : [утверждены распоряжением Росэкологии от 16.10.2003 г. №460-р]. – М., 2003. – 24 с.

17. Прямые измерения с многократными наблюдениями. Методы обработки результатов измерений [Текст] : ГОСТ 8.207-76. – Постановлением Государственного комитета стандартов Совета Министров СССР от 15 марта 1976 г. №619 утвержден и введен в действие с 01.01.77. – 8 с.

18. Саакян, К. Р. Чага (черный березовый гриб). Аналитический обзор [Текст] / К. Р. Саакян, К. Ф. Ващенко, Р. Э. Дармограй // Провизор. – 2004. – № 16. – С. 56.

19. Сурков, В. А., Павлова, М. Е. Экологические группы грибов [Текст] / В. А. Сурков, М. Е. Павлова. – М, 1998. – 27 с.

20. Тихонова, Н. Г. Интегральная экспресс-оценка качества среды обитания живых организмов по флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula*) [Текст] / Н. Г. Тихонова // Труды Второго Санкт-Петербургского Конгресса «Профессиональное образование, наука, инновации в XXI веке», 14–15 ноября 2008 г. – СПб., 2008. – С. 171–176.

21. Чага, чаговит, чагалок в лечебной и профилактической практике / под ред. М. Я. Шашкина [и др.]. – М. : Эдас, 2009. – 66 с.

22. Чукаева, Н. В., Клетикова, Л. В. Оценка состояния окружающей среды методом определения флуктуирующей асимметрии листовой пластинки [Текст] / Н. В. Чукаева, Л. В. Клетикова // Успехи современного естествознания. – 2010. – № 7. – С. 29–30.

23. Чупахина, Г. Н. Физиологические и биохимические методы анализа растений [Текст] : практикум / Г. Н. Чупахина. – Калининград. : Калинингр. ун-т, 2000. – 59 с.

24. Чураков, Б. П. Фитопатология [Текст] : учебник для студентов вузов, обучающихся по направлению «Лесное хозяйство и ландшафтное строительство» / Б. П. Чураков, Д. Б. Чураков. – М. : Изд-во Московского гос. ун-та леса, 2007. – 424 с.

25. Юдин, А. В. Большой определитель грибов [Текст] / А. В. Юдин. – М. : Издательство АСТ, 2001. – 256 с.

26. Black-Samuelsson, S. The effect of nutrient stress on developmental instability in leaves of *Acer platanoides* (Aceraceae) and *Betula pendula* (Betulaceae) / S. Black-Samuelsson, S. Andersson // American Journal of Botany. – 2003. – Vol. 90. – P. 1107–1112.

6. Mal, T.K. Fluctuating asymmetry as an ecological indicator of heavy metal stress in *Lythrum salicaria* / T.K. Mal, J.L. Uveges, K.W. Turk / Ecological Indicators. – 2002. – Vol. 1. – Issue 3. – P. 189–195.