

ТЕХНОГЕНЕЗ И СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ: ПОВРЕЖДЕНИЯ, АДАПТАЦИИ, СТРАТЕГИИ. ЧАСТЬ 1. ВЛИЯНИЕ НА МАКРО- И МИКРОМОРФОЛОГИЮ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА

Р.В. Уразгильдин*, А.Ю. Кулагин

Уфимский Институт биологии – обособленное структурное подразделение ФБГНУ Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, г. Уфа, Россия

* Эл. почта: urv@anrb.ru

Статья поступила в редакцию 30.06.2021; принята к печати 18.08.2021

Это первая часть обзора работ по изучению адаптивных реакций древесных растений на техногенные изменения среды. Рассмотрены научные публикации, в которых описаны макро- и микроморфологические изменения хвои и листьев древесных растений. Выделены специфические и неспецифические реакции разных древесных видов как на один и тот же техногенный фактор, так и на разные виды воздействия, включая искусственную фумигацию и внесение токсикантов в среду. Показана относительная независимость адаптивных реакций в пределах листа и хвои, несмотря на единство и целостность этих органов. Обсуждаются причины данных поливариантных реакций, лежащие в основе адаптивного потенциала, принципа множественного обеспечения биологически необходимых функций для сохранения гомеостаза, толерантности видов к техногенезу.

Ключевые слова: промышленное загрязнение, макро-, микроморфология хвои/листьев, адаптивные реакции.

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL RESPONSES OF WOODY PLANTS TO ANTHROPOGENIC ENVIRONMENTAL CHANGES: DAMAGE, ADAPTATIONS AND STRATEGIES. PART 1. EFFECTS ON THE MACRO- AND MICROMORPHOLOGY OF THE ASSIMILATION APPARATUS

R.V. URAZGILDIN*, A.YU. KULAGIN

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

Email: urv@anrb.ru

The first of a series of reviews of the adaptive responses of woody plants to anthropogenic environmental changes addresses publications where macro- and micromorphological changes of leaves and needles are described. Specific and nonspecific responses of different species to the same factor or to different factors including experimental fumigation and toxicant application are delineated. The relative independency of different adaptive responses within a leaf or needle is demonstrated despite that these organs are highly integrated entities. The causes of such diverse responses are discussed with emphasis on the importance of multiple ways of maintenance of biological functions for homeostasis and tolerance to anthropogenic impacts.

Keywords: industrial pollution, macro- and micromorphology, leaves and needles, adaptive responses.

Введение

Лист является наиболее чувствительным и в то же время информативным органом растительного организма, отражающим влияние изменчивых условий окружающей среды. Длительное постоянное воздействие техногенных загрязнителей на растительность

приводит к изменению анатомического строения листьев растений и их выраженной ксероморфизации, что проявляется в изменении размеров листьев, клеток, толщины эпидермиса, мезофилла, в более мощном развитии механической ткани, увеличении плотности жилкования и плотности устьиц на 1 мм²

поверхности листа, уменьшении ширины устьичных щелей в течение дня и т. д. Наибольшие морфологические изменения претерпевают листья, подвергающиеся действию химических веществ в зачаточном состоянии. Наиболее общей реакцией, возникающей в процессе приспособления к условиям загрязнения, является редукция площади листа. Уменьшение размеров листовой пластинки в неблагоприятных условиях среды обусловлено короткой стадией деления клеток, подавлением фазы растяжения клеток из-за недостатка ассимилянтов и нарушения гормональной регуляции роста, быстрой дифференциацией тканей, снижением скорости роста листьев и ранним их старением. Сокращение листовой поверхности ведет в свою очередь к снижению транспирации, уменьшению поглощенного излучения и, следовательно, к снижению фотосинтетической активности. Слойность мезофилла при этом у растений, не имеющих специализированной хлорофиллоносной обкладки проводящих пучков, увеличивается, и особенно сильно развивается палисадная ткань [1, 7, 13, 15, 16, 20, 24, 27–29, 36, 37, 49]. Увеличение числа слоев и плотности столбчатых клеток до некоторой степени компенсирует малую площадь листа. Вместе с тем, основные направления структурных адаптаций листьев в условиях стресса связывают с развитием плотной упаковки клеток мезофилла (пикноморфное), склеренхимной обкладки пучков прокамбиального происхождения (склероморфное) и большого объема водоносной паренхимы (суккулентное) [8, 10]. Сделан вывод, что увеличение плотности жилкования является показателем процесса адаптации к антропогенным нагрузкам, а его ослабление – признак угнетения растения [14].

Анализ большого массива публикаций показывает, что в дендрэкологии к специфическим адаптивным реакциям принято относить следующие морфологические изменения: уменьшение линейных размеров, площади и массы листа/хвои, размеров устьиц, толщины губчатой паренхимы; увеличение устьичной плотности, плотности жилкования, толщины листа и всех тканей (кроме губчатой паренхимы) и др. Данные адаптивные реакции направлены на активное ограничение влияния стрессового фактора и уменьшение проникновения токсикантов внутрь ассимиляционного аппарата.

Таким образом, макро- и микроморфология хвои и листьев очень часто используются для мониторинга повреждения промышленными загрязнителями. Наиболее общей и частой реакцией для всех видов растений в дендрэкологии считается усиление ксероморфности вегетативных органов древесных растений, с другой стороны, различные промышленные загрязнители по-разному влияют на их морфологию, и ответные реакции могут быть как специфическими, так и неспецифическими.

I. Влияние техногенеза на макроморфологию ассимиляционного аппарата: специфические и неспецифические реакции

Обзор влияния техногенеза на макроморфологические параметры ассимиляционного аппарата древесных растений проведен по климатическим зонам в направлении с запада на восток. В первую очередь дан обзор Европейской зоны в пределах Российской Федерации: Мурманск-Мончегорск-Москва-Арзамас-Йошкар-Ола-Казань-Сыктывкар-Ижевск-Уфа-Кемерово-Красноярск-Иркутск. Второй пояс составляют зарубежные страны Европы, Азии и островов Тихого океана: Польша-Болгария-Иран-Пакистан-Индия-Филиппины. Третий пояс составляют континенты Северной и Южной Америки, а также Африка.

Исследования динамики роста листьев и годичных побегов эндемичного вида Фенноскандии рябины Городкова (*Sorbus gorodkovii* Pojark) в условиях полиметаллического загрязнения медно-никелевого комбината «Печенганикель», расположенного в арктической зоне РФ, выявили, что промышленное загрязнение оказывает значительное ингибирующее воздействие на апикальный рост листьев. Особенно этот эффект выражен в начале вегетации, когда длина листьев в условиях загрязнения на 60–77% меньше контрольных значений, к середине вегетации ингибирование роста снижалось до 50%, во второй половине вегетации – до 30–40%, к концу вегетации – до 16–26%. Длина побегов на экспериментальных площадках меньше контрольных значений на 50–60%, причем рост побегов ингибировался более значительно, чем рост листьев. Аналогичные данные были получены в условиях урбанизированной территории при исследовании ценопопуляций *S. gorodkovii* в г. Мурманске [11, 12].

Основным источником техногенного загрязнения окружающей среды г. Мончегорска является крупнейший в Европе комбинат цветной металлургии «Североникель», от которого в атмосферу поступают загрязнители в виде сульфидов и пыль, содержащая тяжелые металлы (никель, медь, кобальт). Техногенное загрязнение ингибировало рост побегов и размеры листьев (длина и ширина) березы Черепанова на протяжении всего вегетационного периода, причем этот эффект наиболее выражен в первые дни вегетации в зонах техногенной пустоши и редколесья [23]. При этом уточняется, что в экотопах со средним уровнем загрязнения наблюдалось увеличение размеров листьев берез, а при возрастании степени загрязнения тяжелыми металлами размеры листьев значительно уменьшались, и начинали преобладать процессы ксерофитизации [18]. Однако у ели сибирской в этих же условиях наблюдалась нелинейная изменчивость мор-

фометрических характеристик хвои: на стадии интенсивной дефолиации длина и масса хвои достоверно больше, чем в фоновых условиях, что обусловлено возрастанием подвижности элементов питания в почве, а на последующих стадиях происходило снижение этих характеристик. Наименьшую относительную массу имели хвоя текущего года и однолетняя хвоя на последних стадиях разрушения (стадия редколесья) [32]. Степень изменений в анатомическом и морфологическом строении ассимиляционных органов зависит от концентрации и токсичности загрязняющих веществ, а также от длительности их действия и чувствительности видов. Высокие концентрации металлов вызывают ксерофитизацию и задержку роста листьев, в то время как низкие приводят к увеличению их размеров, что связано с растяжением клеток и увеличением межклеточных пространств [4].

В насаждениях ели европейской в зонах действия промышленных выбросов предприятий Московской области не установлено достоверных различий с контролем по длине, толщине хвои и ее массе в абсолютно сухом состоянии, но выявлено устойчивое снижение количества хвои на годичных побегах (до 47%), плотности охвоения побегов, возраста хвои (на 2–3 года), линейного прироста боковых побегов (длина – до 39%, диаметр – до 25–31%) и их сухой массы (до 50%) [3].

Изучены морфологические показатели листьев липы *Tilia cordata* Mill., тополя *Populus tremula* L. и двух ив *Salix fragilis* L., *Salix alba* L. из разных городских районов Арзамаса, характеризующихся разным уровнем техногенного загрязнения и развитыми отраслями машиностроения, приборостроения, производства строительных материалов и др. Увеличение техногенной нагрузки приводило к уменьшению размеров листьев, повышению содержания золы и увеличению массы листьев. Полученные данные указывают на большую устойчивость *T. cordata*, *S. fragilis* и *S. alba* к загрязнителям в сравнении с *P. tremula* [61].

В г. Йошкар-Оле (доля выбросов автотранспорта составляет 70–85%, промышленных предприятий – 15–30%) в техногенной среде у молодых генеративных деревьев березы *Betula pendula* Roth уменьшался суммарный прирост и среднестатистический прирост побегов за год, а у старых генеративных деревьев проявлялась поливариантность морфологии удлинённых побегов: увеличивалась длина побегов третьего порядка (за счет значительного растяжения междоузлий) и числа побегов четвертого порядка, однако число метамеров на годичном побеге и количество укороченных побегов четвертого порядка оставалось постоянным у особей всех генеративных групп. У молодых и средневозрастных генеративных групп деревьев липы *Tilia cordata* Mill. происходило угнетение ростовых процессов удлинённых побегов, которое вы-

ражалось в уменьшении среднегодового прироста, числа метамеров и числа побегов следующего порядка, а у старовозрастных генеративных деревьев, напротив, отмечалась активация ростовых процессов побегов – увеличивался среднегодовой прирост (в 1,3–1,6 раз), число метамеров и побегов следующего порядка. Кроме того, у *T. cordata* уменьшались линейные размеры и емкость почек, а у *B. pendula* изменения этих параметров отсутствовали. На основании этих исследований сделан вывод, что *B. pendula* является более приспособленной к специфическому микроклимату и загрязнению среды г. Йошкар-Олы [35].

Показано, что в условиях Казанского промышленного центра, представляющего собой совокупность химических и нефтехимических производств с преобладающим углеводородным типом загрязнения, длина однолетней хвои и побегов 1, 2 и 3 годов сосны обыкновенной значительно превосходила контрольные значения, а у березы бородавчатой, напротив, наблюдались значительное уменьшение размеров листьев и интенсивный преждевременный листопад, однако достоверных различий по длине одно- и двухлетних побегов не обнаружено [5].

В зоне загрязнения Сыктывкарского лесопромышленного комплекса отмечено увеличение длины хвои ели *Picea obovata* Ledeb., но уменьшение площади поперечного сечения. Указывается, что после сокращения объемов выбросов загрязняющих веществ различия стали менее выраженными [34].

В условиях г. Ижевска (наибольший вклад в загрязнение атмосферы вносят предприятия черной металлургии, теплоэнергетики, машиностроения, а в составе выбросов присутствуют диоксид углерода, оксиды азота, диоксид серы, углеводороды, органические соединения, пыль) установлено, что с увеличением техногенной нагрузки происходило удлинение годичного побега у ивы козьей, рябины обыкновенной, яблони ягодной, тополя бальзамического и березы повислой [9].

Углеводородное загрязнение способствует проявлению видоспецифических реакций у древесных видов в условиях нефтехимического загрязнения Уфимского промышленного центра, вызывая усиление ксероморфности одних морфологических параметров и ослабление других: у сосны наблюдалось увеличение размеров хвои при уменьшении ее массы, у лиственницы и дуба – уменьшение размеров хвои и листьев при увеличении их массы, у ели – увеличение размеров и массы хвои, у липы – уменьшение размеров листьев при стабильности их массы, у березы – уменьшение всех морфологических параметров. При этом у сосны, лиственницы, дуба и ели побеги удлинялись, а у липы и березы побеги укорачивались. Следовательно, только у березы проявлялась «классическая» ответная реакция – ксероморфизация листьев и побегов. По степени усиления ксероморфности ассимиляци-

онного аппарата в ответ на промышленное загрязнение исследуемые виды образуют ряд ель<сосна<дуб<лиственница<липа<береза. Указывается, что листовым древесным видам в целом характерна большая степень ксероморфности ассимиляционного аппарата, чем хвойным [2, 6, 19, 21, 30, 31].

На территории г. Кемерово источниками загрязнения атмосферного воздуха являются Кемеровская ГРЭС, КОАО «Химпром», ОАО «Кокс», а приоритетными выбросами являются оксиды азота, диоксид серы, оксид углерода, полиароматические углеводороды, в том числе бенз(а)пирен, и взвешенные вещества. Показано достоверное удлинение годичных побегов древесных видов в непосредственной близости от промзоны по сравнению с самой удаленной от промзоны точкой: у ели сибирской – на 54–57%, у рябины сибирской – на 14–25, у березы повислой – на 30–116%. У сосны обыкновенной, напротив, уменьшался прирост годичных побегов в длину, снижались сухой вес и продолжительность жизни хвои, но увеличивалась ее длина [22, 26].

Комплексный анализ хвои ели сибирской, произрастающей в магистральных посадках г. Красноярск, показал, что общей тенденцией являлось снижение сырого (на 9–61%) и абсолютно-сухого веса хвои (на 9–55%), количества хвоинок на побеге второго и третьего годов жизни (на 15–34%) относительно контрольных значений. Однако отличий по длине хвои не выявлено [17].

Исследовались изменения в морфологии хвои сосны обыкновенной при нарушении почвенных элементов питания в условиях атмосферного загрязнения Иркутско-Черемховского промышленного центра, выбросы которого обусловлены предприятиями теплоэнергетики, металлургии, химической и нефтехимической промышленности и содержат соединения серы и азота, оксиды углерода, пыль, стойкие органические загрязнители и др. Показано, что в условиях загрязнения уровень S, F, Fe, Al, Pb, Cd, Hg, N, Ca, Mg в сосновой хвое увеличивался, а содержание P, K, Mn, наоборот, уменьшалось. Это приводило к снижению длины и массы хвои, длины побегов, количества хвоинок на побегах. Сделан вывод, что воздействие атмосферных техногенных загрязнителей приводит к системному нарушению функционирования организма растений [56].

Проведены исследования реакций листьев липы сердцевидной *Tilia cordata* Mill. по отношению к промышленному загрязнению на юго-западе Польши на территории провинции Нижняя Силезия, которая подвергается выбросам от различных пылегазовых загрязнений от точечных источников (медной, угольной и энергетической промышленности). Выявлено, что большая площадь и ширина листьев соответствовали

участкам с более высокими концентрациями металлов в почвах и листьях, а более низкие значения этих параметров относились к участкам, непосредственно не подвергающимся промышленным и городским выбросам. Аналогичным образом на загрязненных участках была зафиксирована значительная асимметрия листьев, в то время как листья из незагрязненных участков менее асимметричны. Более высокие коэффициенты варибельности проанализированных параметров листьев также имели место в загрязненных участках. Высокая и значительная дифференциация листовых черт между участками являлась реакцией на загрязнение окружающей среды [50].

В условиях загрязнения SO_2 , N_xO_x , Pb, As, Zn, Cu, промышленной пылью и др. в районе сталелитейного завода «Kremikovtzi» в Софийской долине (Болгария) у деревьев клена *Acer platanoides* L. наблюдались значительно ускоренные распускание, рост и развитие листьев на начальных этапах (апрель) вегетационного периода: листья появились на две недели раньше, а линейные размеры и площадь вдвое больше в сравнении с контролем (Национальный парк Витоша). Данные реакции рассматриваются как адаптация растений к промышленному загрязнению, то есть признак толерантности. Однако у зрелых листьев (май-октябрь) размеры листовых пластинок в условиях загрязнения, напротив, значительно меньше. У платана *Platanus acerifolia* Willd. площадь листа в условиях загрязнения снижалась приблизительно в два раза, а листья практически не повреждались хлорозами и некрозами. У ясеня *Fraxinus americana* L. в условиях загрязнения в два раза снижалась площадь листа (на 44,1 см²), а на листьях наблюдалось множество мелких некротических пятен [45–47].

Ряд исследований посвящен оценке морфологических параметров древесных видов в Иране. В условиях высоких уровней промышленного загрязнения от нефтехимических компаний в высокотемпературных районах Ирана основными токсикантами являются NO_x , SO_2 , CO, HF, NH_3 , Cl, HCl, CaO, $CaCO_3$, твердые и жидкие аэрозоли и органические соединения, повышенные концентрации Si, Al, Na, Fe, Cd и более низкие концентрации Mg, Ca, Ni, Pb, Cu, Zn, Mg, а также пыль. Были исследованы леса каллистемона *Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels (10–15-летние деревья) в промышленном районе города Махшахр на юге Ирана, альбиции *Albizia lebeck* Benth. в районе Хузестан и пропозиса *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. вокруг одного из нефтяных месторождений на юго-западе Ирана. Все морфологические признаки *C. citrinus* и *P. juliflora* (длина, ширина и площадь листа, длина черешка) показали уменьшение в условиях загрязнения по сравнению с контролем, однако морфологические признаки *A. lebeck* показали увеличение длины и ширины листьев, но уменьшение площади листа, что говорит

об изменении формы листа под влиянием нефтехимического загрязнения [62–65]. Изменения листьев вяза (*Ulmus minor* «Umbraculifera») были исследованы в условиях слабого, сильного и очень сильного автотранспортного загрязнения воздуха в Тегеране. Результаты показали, что при усилении загрязнения длина, ширина, площадь и флуктуирующая асимметрия листа, а также длина черешка значительно, но статистически недостоверно увеличивались, из чего сделан вывод об относительной устойчивости макроморфологических черт листьев вяза к загрязнению. При этом значительно, но также статистически недостоверно уменьшается плотность листовых зубчиков и удельная площадь листа [38]. Результаты исследования морфологических особенностей ясеня *Fraxinus rotundifolia* Mill. и шелковицы *Morus alba* L. вдоль дороги Малайер-Хамедан с высоким трафиком движения в провинции Хамедан показали, что по мере приближения к дороге (30→20→10 м) и усиления загрязнения размеры листьев (длина и ширина) у обоих видов значительно уменьшались (особенно у *M. alba*), при этом значительно увеличивались количество листовых зубчиков и количество жилок (особенно у *M. alba*). Количество жилок обоих растений характеризовалось низкой пластичностью по отношению к усилению загрязнения [39].

Ряд статей посвящен исследованиям морфологии листьев деревьев в различных городах Пакистана. Город Карачи, будучи индустриальным центром, страдает как от промышленных, так и автомобильных выбросов (оксиды азота и серы, углеводороды, озон, твердые частицы, фторид водорода, пероксиацилнитраты и т. д.). Показано, что вдоль центральной автодороги Гуру Миндира (самая высокая плотность транспортных средств) у листьев фикуса *Ficus bengalensis* L. и эвкалипта *Eucalyptus sp.* незначительно и недостоверно уменьшались длина, ширина и площадь листа и длина черешка по сравнению с контролем, а у гваякового дерева *Guaiacum officinale* L. – значительно и достоверно [48]. Изучено влияние загрязнения воздуха в г. Кветта на морфологические характеристики листьев 13 видов растений: лох *Elaeagnus angustifolia* L., эвкалипт *Eucalyptus tereticornis* L., фикус *Ficus carica* L., ясень *Fraxinus excelsior* L., мелия *Melia azadirach* L., шелковицы *Morus alba* L. и *Morus nigra* L., фисташковое дерево *Fistacia vera* L., слива *Prunus armeniaca* L., гранат *Punica granatum* L., робиния *Robinia pseudo-acacia* L., роза *Rosa indica* L. и виноград *Vitis vinifera* L. Результаты показали, что в городских условиях у всех видов растений наблюдалось значительное снижение длины, ширины, площади листа и длины черешка по сравнению с незагрязненными пригородными условиями, причем значительные различия в этих параметрах выявлены в зависимости от сезона: максимальное их снижение обнаружено летом (на 33,9, 36,6,

37,1 и 46,2% соответственно), среднее – осенью, а наименьшее – весной (на 28,4, 23,5, 32,5 и 26,3% соответственно). Среди исследованных видов минимальное уменьшение длины (19,9%), ширины (17,8%), площади листа (22,7%) и длины черешка (2,6%) наблюдали у *Vitis vinefera*, *Fistacia vera*, *Ficus carica* и *Fistacia vera*, а максимальное снижение этих параметров (72,6, 50,6, 57,9 и 65,5% соответственно) отмечено у *Punica granatum*, *Elaeagnus angustifolia*, *Rosa indica* и *Eucalyptus tereticornis*. По мере старения растений степень уменьшения морфологических характеристик листьев в загрязненных условиях возрастала по сравнению с незагрязненными [53].

Серия работ направлена на исследования морфологии листьев деревьев в различных городах Индии. В пределах двухкилометровой зоны в районе металлургических и химических заводов промышленного центра Калунга с преимущественным загрязнением SO_2 , NO_x и промышленной пылью показано уменьшение длины, ширины и площади листьев растений по мере приближения к источникам эмиссий, причем у одних видов значительное (сенна *Cassia siamea* Lam., манго *Mangifera indica* L., калотропис *Calotropis procera* (Aiton) Dryand., тамаринд *Tamarindus indica* L.), а у других не столь значимое (лантана *Lantana camara* L., дальбергия *Dalbergia sissoo* Roxb., ним *Azadirachta indica* A. Juss, прутняк *Vitex negundo* L.). На значительное изменение формы листа указывает отсутствие у видов прямой связи между степенью уменьшения морфологических параметров, то есть значительному уменьшению площади листовой пластинки могли соответствовать незначительные уменьшения длины и ширины [68]. На разных расстояниях (0,5, 4 и 18 км) от места сброса летучей золы от Бадарпурской ТЭЦ в г. Нью-Дели выбраны три экспериментальных площадки с древостоями *A. indica*. Показано, что значительнее всего уменьшалась длина листа, меньше всего – ширина листа, а площадь листа в целом показывала тенденцию к снижению от контроля к среднезагрязненному участку, но при этом в условиях сильного загрязнения площадь листа значительно превосходила величину в среднезагрязненных и контрольных условиях [59]. Исследование эффективности удаления пыли городскими придорожными деревьями и влияния пылевой нагрузки на физиологию и морфологию листьев проведено на 12 пробных площадях в городе Ахмадабаде, имеющем источники загрязнения – теплоэлектростанцию, железнодорожную станцию и дороги. Результаты показали, что площадь листьев всех видов деревьев уменьшалась прямо пропорционально увеличению уровня загрязнения на протяжении всего года. Корреляция между пылевой нагрузкой и площадью листьев показала статистически высокую значимость у всех видов деревьев также на протяжении всего года. Самая высокая чувст-

вительность площади листьев к пыли обнаружена у фикуса зеленеющего *Ficus virens* Aiton, за которым следуют фикус священный *Ficus religiosa* L. > кассия *Cassia fistula* L. > ним *Azadirachta indica* A. Juss. Сухой вес листа значительно уменьшился в местах с высокой пылевой нагрузкой по сравнению с местами с меньшей пылевой нагрузкой. Максимальное сокращение биомассы листьев наблюдалось у *C. fistula* (42%), а *A. indica* показал наименьшую чувствительность в отношении сухой биомассы по сравнению с другими видами растений [43].

Сравнивали размеры листьев двух городских деревьев – птерокарпус *Pterocarpus indicus* forma *echinatus* Willd. и свитения *Sweitenia macrophylla* King, растущих в загрязненных (улицы с наибольшим потоком автотранспорта в день) и не загрязненных районах (пригородный поселок, расположенный на расстоянии 2 км от главной магистрали) города Кагаян-де-Оро (Филиппины). Результаты показали, что листья обоих видов, растущие в загрязненных условиях, значительно уступали по длине, ширине и площади по сравнению с контрольными условиями. Однако наблюдались вариации по длине черешка, причем в загрязненной области у *P. indicus* черешок длиннее, а у *S. macrophylla* короче, чем в контроле [41].

Сравнение морфологических характеристик листьев деревьев клена *Acer rubrum* L. в лесах небольшого (Ньюарк) и крупного (Филадельфия) городов (США) показало, что существенных различий в весе свежих и сухих листьев, площади сухих листьев и удельной площади листьев, содержании сухого вещества в листьях в кленовых древостоях этих городов не обнаружено, в целом эти морфологические черты сходны [55].

Проанализированы макроморфологические характеристики листьев бразильской вишни *Eugenia uniflora* L. вдоль главной городской дороги в Рио-де-Жанейро (Бразилия). Такие количественные параметры, как площадь и удельная площадь листа, масса сырого и сухого листа, толщина и плотность сырого листа, суккулентность существенно не различались между загрязненными условиями и контролем. Показано, что площадь, масса сырого и сухого листа характеризуются высоким индексом фенотипической пластичности [42].

В метрополисе Кумаси (Гана) исследованы изменения в листьях четырех придорожных деревьев: фикуса *Ficus platyphylla* Del., манго *Mangifera indica* L., полиалтии *Polyalthia longifolia* Sonn. и терминалии *Terminalia cattapa* L. в условиях с экстремальной, тяжелой и эпизодической транспортной загруженностью. В сравнении с контролем во всех трех вариантах загрязненных условий наблюдается значительное уменьшение площади листьев у всех четырех пород

деревьев, однако при рассмотрении в градиенте увеличения степени загрязнения наблюдается значительное возрастание площади листьев от эпизодической до тяжелой загруженности и резкое падение в условиях экстремальной загруженности [69].

Оценены листья дерева брахилена *Brachylaena discolor* DC. в качестве биоиндикатора загрязнения диоксидом серы в промышленном районе Южный Дурбанский бассейн в Южной Африке. Показано значительное уменьшение площади листьев при увеличении уровня загрязнения на участках по сравнению с контролем, причем этот показатель значительно коррелировал с сезонным изменением концентраций SO_2 в приземном слое воздуха и в листьях. На всех исследованных участках максимальные размеры листьев всегда наблюдались весной, а минимальные – зимой, однако не удалось установить четкой зависимости между усилением степени загрязнения и изменением площади листьев по сезонам (весна-лето-осень-зима) [40].

II. Влияние техногенеза на микроморфологию ассимиляционного аппарата: специфические и неспецифические реакции

Обзор влияния техногенеза на микроморфологические параметры ассимиляционного аппарата древесных растений также проведен по климатическим зонам в направлении с запада на восток. В первую очередь дан обзор зарубежных стран Европы и Азии: Болгария-Саудовская Аравия-Иран-Пакистан-Непал-Бангладеш-Китай. Второй пояс составляют континенты Северной и Южной Америки, а также Африка. Отдельно показаны адаптивные реакции при искусственной имитации стрессовых условий.

Район сталелитейного завода «Kremikovtzi» в Софийской долине (Болгария) в значительной степени загрязняют SO_2 , N_xO_x , Pb, As, Zn, Cu, промышленная пыль и др. На фоне загрязнения у деревьев клена *Acer platanoides* L. на начальных этапах (апрель) вегетационного периода толщина листа, верхнего эпидермиса, столбчатой паренхимы, нижнего эпидермиса и нижней кутикулы в загрязненных условиях значительно снижались относительно контроля, но увеличивались толщина верхней кутикулы и губчатой паренхимы. Однако у зрелых листьев (май-октябрь) в анатомических параметрах наблюдалось следующее перераспределение: значительно увеличивались толщина листа, столбчатой и губчатой паренхимы, но становились тоньше верхний и нижний эпидермис, а верхняя и нижняя кутикулы имели одинаковую толщину в сравнении с контролем. Резко возрастающий коэффициент палисадности (который является индексом интенсивности газообмена в листьях) свидетельствует об увеличении доли столбчатой паренхимы на

фоне снижения доли губчатой паренхимы. У платана *Platanus acerifolia* Willd. значительно и достоверно увеличивались как толщина листа (на 100,8 мкм), так и толщина всех тканей (верхняя кутикула – на 5,2, верхний эпидермис – на 11,8, столбчатая паренхима – на 31, губчатая паренхима – на 43,7, нижний эпидермис – на 8,99, нижняя кутикула – на 0,18 мкм). Коэффициент палисадности в условиях загрязнения незначительно снижался относительно контроля (52 и 56% соответственно), что свидетельствует об уменьшении доли столбчатой паренхимы в мезофилле. Другая группа деревьев характеризовалась совершенно иными структурными перестройками. Для листьев клена *Acer negundo* L. в условиях загрязнения только у нижнего эпидермиса выявлено существенное уменьшение по сравнению с контролем (на 2,1 мкм), все остальные анатомические параметры напротив показали высокие значения: более толстые – верхняя кутикула (на 1,5 мкм), верхний эпидермис (на 2,1 мкм), палисадная паренхима (на 25,5 мкм), губчатая паренхима (на 8,4 мкм). Губчатая паренхима в условиях загрязнения представлена плотно упакованными клетками, напоминающими палисадную паренхиму, а внутриклеточные пространства крайне малы. Все изменения структуры листовой пластинки значительны и направлены на увеличение ксерофитных характеристик листьев. Только нижняя кутикула имеет одинаковую толщину на обоих сравниваемых участках (1,25 мкм). У ясеня *Fraxinus americana* L. в условиях загрязнения при значительном и достоверном уменьшении толщины листа (на 9,4 мкм) выявлены внутренние перестройки в тканях листа: наблюдалось значительное снижение толщины только верхнего эпидермиса (на 3,4 мкм) и губчатой паренхимы (на 12,4 мкм), остальные ткани незначительно утолщались (верхняя кутикула – на 0,5, столбчатая паренхима – на 2,8, нижний эпидермис – на 1,9, нижняя кутикула – на 1,24 мкм). Коэффициент палисадности в условиях загрязнения незначительно возростал относительно контроля (49 и 47% соответственно), что свидетельствовало об увеличении доли столбчатой паренхимы в мезофилле. Таким образом, наблюдалось усиление ксерофитных черт тканей в листьях *A. platanoides* и *P. acerifolia*, данная адаптация способствует уменьшению потерь воды растением и выживанию в условиях техногенного стресса, однако *A. negundo* и *F. americana* характеризуются относительной толерантностью к загрязненной среде [45–47].

Исследование воздействия загрязнения воздуха в промышленном районе города Джидда (Саудовская Аравия) на три древесных вида (коричник *Cinnamomum camphora* (L.) J. Presl, лавсония *Lawsonia inermis* L. и бугенвиллея *Bougainvillea spectabilis* Willd.) показало, что у всех видов наблюдалось значительное уменьшение числа устьиц в промышлен-

ной зоне по сравнению с контролем. При этом в условиях загрязнения значительно увеличивались длина и ширина устьиц, а также длина и ширина устьичных щелей в сравнении с контролем. Эти изменения могут служить индикатором экологического стресса и могут быть рекомендованы для раннего выявления загрязнения воздуха в промышленных районах [66].

Ряд исследований посвящен оценке микроморфологических параметров древесных видов в Иране. Морфологические изменения листьев вяза (*Ulmus minor* «*Umbraculifera*») были исследованы в условиях слабого, сильного и очень сильного автотранспортного загрязнения воздуха в Тегеране. Результаты показали, что при усилении загрязнения устьичная плотность значительно и достоверно увеличивалась, но уменьшались размеры устьиц, длина и ширина устьичной щели, что позволяет контролировать попадание загрязнителей и компенсировать дефицит газообмена. Одновременно увеличивалась толщина листа, что позволяет сохранять его фотосинтетический потенциал. Сделан вывод, что виды вяза устойчивы к стрессу городского и промышленного загрязнения воздуха, а устьичная плотность и размеры устьичной щели являются хорошими показателями оценки качества окружающей среды [38]. Аналогично показано увеличение адаксиальной и абаксиальной устьичной плотности листьев робинии *Robinia pseudoacacia* L. в г. Тегеране, однако их длина не изменяется в ответ на загрязнение городского воздуха. Выявлены следующие видоспецифические перераспределения анатомических параметров листа: при значительном уменьшении толщины листа и мезофилла наблюдались увеличение толщины столбчатой паренхимы (при редукции числа ее слоев), абаксиальной и адаксиальной кутикул и адаксиального эпидермиса за счет значительного уменьшения толщины и числа слоев губчатой паренхимы и толщины абаксиального эпидермиса. Не менее значимые изменения происходили с главной жилкой листа: увеличивались как ее толщина, так и толщина сосудистого пучка, толщина и число слоев адаксиальной и абаксиальной колленхим, толщина и число слоев абаксиальной паренхимы, но при этом снижалась толщина мезофилла главной жилки, а число сосудистых пучков не изменялось. Корреляционный анализ показал очень сильные связи между изменением адаксиальной и абаксиальной устьичной плотности, толщины адаксиальной кутикулы и толщины тканей главной жилки с одной стороны и увеличением загрязнения воздуха NO_2 , SO_2 и O_3 – с другой (11 значительных корреляций). В отношении климатического градиента (в более теплых условиях по отношению к прохладным) были обнаружены во многом аналогичные реакции. Такая адаптация на два резко различающихся набора экологических переменных отражает функциональное совпадение

между механизмами, предназначенными для ограничения потерь воды в сухом климате, и механизмами, которые сводят к минимуму поглощение токсичных газов в загрязненных местообитаниях [60]. Результаты исследования анатомических особенностей ясеня *Fraxinus rotundifolia* Mill. и шелковицы *Morus alba* L. вдоль дороги Малайер-Хамедан с высоким трафиком движения в провинции Хамедан показали, что по мере приближения к дороге (30→20→10 м) и усиления загрязнения в отношении размеров устьиц виды проявляли противоположные реакции – наблюдалось значительное уменьшение длины, ширины и площади устьиц у *F. rotundifolia* и значительное увеличение у *M. alba*. Наименьшей пластичностью по отношению к усилению загрязнения для *M. alba* характеризовалась длина устьиц в сравнении с *F. rotundifolia*. На одном и том же расстоянии от дороги устьицы у *M. alba* закрыты больше, чем у *F. rotundifolia*. Результаты исследования показывают, что *F. rotundifolia* более устойчив к загрязнению [39]. В результате автотранспортного загрязнения в мегаполисе Мешхед в листьях платана *Platanus orientalis* L. накапливался Pb в 2,4 раза больше, чем в условиях контроля (сельская местность в 20 км от города), по остальным металлам (Zn, Ni, Co, Cr, Cu) различия отсутствовали. Устьичная плотность и ширина устьичной щели в загрязненных условиях значительно уменьшались (на 87 шт./см² и на 2,4 мкм соответственно), но увеличивались длина устьиц (12,5 мкм) и плотность защитных клеток. Несмотря на увеличенное осаждение пыли, устьица листьев в загрязненных условиях не были закупорены частицами. Исследования поперечного сечения листьев не выявили анатомических нарушений, такие цитологические параметры, как длина, ширина и площадь проекции клеток палисадной паренхимы, и губчатой паренхимы не различались между загрязнением и контролем, однако верхняя кутикула значительно уменьшалась в городских условиях (на 2,3 мкм). Сделан вывод, что городские условия могут привести к снижению фотосинтеза через уменьшение площади листьев, устьичной плотности и ширины пор, а также повысить чувствительность к засухе из-за тонкой кутикулы, однако не затрагивают внутреннюю функциональную анатомию листа [58].

Ряд статей посвящен исследованиям микроморфологии листьев деревьев в различных городах Пакистана. В г. Кветте оценивалось влияние загрязнения от сжигания твердых бытовых отходов на морфологию листьев полыни *Artemisia maritima* L., ясеня *Fraxinus excelsior* L., щирицы *Amaranthus viridis* L., свинорога *Cynodon dactylon* L., мари *Chenopodium album* L., робинии *Robinia pseudoacacia* L., софоры *Sophora mollis* (Royle) Baker, растущих на расстоянии 1 м, 500 м и 1000 м от источника. Результаты показали, что устьичная плотность и доля частич-

но закупоренных устьиц выше вблизи источника загрязнения, а с увеличением расстояния доля открытых устьиц соответственно увеличивалась [52]. Индустриальный центр г. Карачи подвергается как промышленным, так и автотранспортным выбросам (оксиды азота и серы, углеводороды, озон, твердые частицы, фторид водорода, пероксиацилнитраты и т. д.). Анатомические исследования вдоль центральной автодороги Гуру Миндира (самая высокая плотность транспортных средств) выявили видоспецифические адаптивные перестройки в тканях листьев деревьев: у фикуса *Ficus bengalensis* L. уменьшались верхняя кутикула, верхняя столбчатая паренхима и губчатая паренхима, но увеличивались верхний эпидермис, нижняя столбчатая паренхима и нижний эпидермис, а нижняя кутикула оставалась без изменений (все изменения незначительны с низкой достоверностью, за исключением верхней столбчатой паренхимы); у эвкалипта *Eucalyptus* sp. уменьшались верхняя кутикула, верхний эпидермис, верхняя столбчатая паренхима, губчатая паренхима и нижний эпидермис, но увеличивались верхний и нижний гиподермис, нижняя столбчатая паренхима и нижняя кутикула (все изменения незначительны с низкой достоверностью различий, за исключением нижнего гиподермиса); у гваякового дерева *Guaiacum officinale* L. уменьшались все анатомические параметры, но незначительно и недостоверно. Таким образом, больше всего страдают клетки столбчатой и губчатой паренхимы, они становятся «сплюснутыми» из-за непрерывного воздействия загрязняющих веществ [48].

В долине Катманду в центральной части Непала исследовали сильно загрязненный (высокий поток транспортных средств), умеренно загрязненный (относительно низкий поток транспортных средств) и слабо загрязненный (низкий поток транспортных средств) участки городских улиц. Было обнаружено, что с усилением загрязнения устьичная плотность и количество вспомогательных клеток значительно снижались у каллистемона *Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels и незначительно – у лагерстрёмии *Lagerstroemia indica* L., однако в отношении устьичного индекса, размеров устьичной щели (длина и ширина) и количества эпидермальных клеток на единицу площади листа виды меняли реакцию – наблюдалось значительное снижение этих параметров у *L. indica* и незначительное – у *C. citrinus*. Количество закупоренных устьиц незначительно увеличивалось у *L. indica*, но у *C. citrinus* оставалось неизменным. Основываясь на результатах исследования, сделан вывод, что *C. citrinus* является наиболее толерантным видом по отношению к автотранспортному загрязнению [67].

Показаны анатомические изменения листьев и стеблей придорожных деревьев манго *Mangifera indica*

L., альбиции *Albizia procera* (Roxb.) Benth. и свитении *Swietenia mahagoni* (L.) Jacq. в городах Газипур и Ми-менсингх (Бангладеш). Листья всех трех видов растений характеризовались меньшим размером клеток в сравнении с контролем, внутри клеток верхнего и нижнего эпидермиса обнаружены черные точечные скопления загрязняющих веществ, а палисадная и губчатая паренхима вовсе имели черный цвет из-за осаждения загрязняющих веществ. Такие же изменения обнаружены во флоэме стебля, однако листья и стебли растений в контрольных условиях характеризуются нормальной анатомией [57].

Способность осаждения взвешенных частиц листовой деревьев прямо связана с морфологией листьев. У 25 древесных видов оценена при помощи фумигационных камер способность захватывать $PM_{2,5}$ (твердые частицы размером менее 2,5 микрон) в Пекине (7 широколиственных и 3 хвойных) и Чунцине (13 широколиственных и 2 хвойных). Удельная площадь листовых канавок, опушение листьев на 1 мм^2 , устьичная плотность и размер устьиц были выбраны в качестве показателей морфологии листьев. Результаты показали, что удельная площадь листовых канавок имела сильные корреляционные связи с количеством осажденных взвешенных частиц ($R^2 = 0,33-0,65$), однако опушение листьев ($R^2 = 0,08$), размер устьиц ($R^2 = 0,01-0,03$) и устьичная плотность ($R^2 = 0,01-0,06$) не обнаружили значительных положительных корреляций. Следует отметить интересную зависимость в отношении размеров устьиц: при оценке корреляционных связей между усредненными размерами устьиц и осаждением пыли сильные связи не обнаружались, однако разбиение на кластеры по размерам устьиц показало, что чем меньше устьица, тем сильнее корреляционные связи с осаждением пыли ($R^2 = 0,41$). Широколиственные виды со значительными морфологическими параметрами (удельная площадь листовых канавок, размер устьиц и опушение листьев) осаждали на единицу площади поверхности листьев больше взвешенных частиц, чем хвойные, однако хвойные осаждали больше взвешенных частиц суммарно на одно дерево из-за большей площади хвои на одно дерево. Среди хвойных наиболее эффективным осаждением пыли характеризовались кипарис *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook., плоскоцветник *Platycladus orientalis* (L.) Franco, сосна *Pinus armandii* Franch., а среди лиственных – гревиллея *Grevillea robusta* A.Cunn. ex R.Br., эритрина *Erythrina variegata* L., кельрейтерия *Koelreuteria bipinnata* Franch., тополь *Populus tomentosa* Carrière, ясень *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. В Чунцине суммарная эффективность осаждения взвешенных веществ значительно выше, чем в Пекине, из-за существенной разницы между деревьями по морфологическим характеристикам листьев [54].

Сравнение характеристик листьев деревьев клена *Acer rubrum* L. в лесах небольшого (Ньюарк) и крупного (Филадельфия) городов (США) показало, что существенных различий в толщине листьев, верхнего эпидермиса, губчатой паренхимы и палисадной паренхимы не выявлено. Аналогично, на абаксиальной поверхности листьев не обнаружено различий в устьичной плотности, однако размеры устьиц (длина и ширина) значительно больше у кленов в лесах Филадельфии по сравнению с Ньюарком. Увеличение размеров устьиц предполагает потенциальное изменение газообмена, направленное на смягчение абиотического стресса [55].

Проанализированы листья суринамской вишни *Eugenia uniflora* L. вдоль главной городской дороги в Рио-де-Жанейро (Бразилия). Выявлена обратная зависимость между устьичной плотностью и размером устьиц, при этом для городских условий характерно большее количество устьиц и меньшие их размеры, чем в контроле. В городских листьях больше кристаллов оксалата кальция, секреторных желез и фенольных соединений. Кроме того, в городских условиях увеличивались толщина листа и столбчатой паренхимы, но уменьшались толщина абаксиального эпидермиса и губчатой паренхимы, а толщина адаксиального эпидермиса оставалась неизменной. Показано, что суккулентность, толщина палисадной, губчатой паренхимы и абаксиального эпидермиса, плотность устьиц, кристаллов оксалата кальция и секреторных желез характеризуются высоким индексом фенотипической пластичности. Наличие многочисленных кристаллов оксалата кальция и высокий индекс пластичности рассматриваются в качестве анатомического маркера для оценки воздействия городской среды [42].

Три магистральные дороги с экстремальной, тяжелой и эпизодической транспортной загруженностью в метрополисе Кумаси (Гана) отобраны для исследования изменений в листьях четырех придорожных деревьев – фикуса *Ficus platyphylla* Del., манго *Mangifera indica* L., полиалтии *Polyalthia longifolia* Sonn. и терминалии *Terminalia catappa* L. Результаты показали, что у всех четырех видов деревьев размер, плотность и индекс устьиц в условиях загрязнения значительно, но недостоверно уменьшались, в то же время значительно, но недостоверно увеличивались число и длина эпидермальных клеток и длина трихом. Устьицы на абаксиальной поверхности листьев в контроле имели небольшую закупорку или вообще не были закупорены, в то время как большая часть устьиц в условиях загрязнения была закупорена. Множественный регрессионный анализ показал, что СО являлся значимым фактором для числа эпидермальных клеток и размера устьиц *T. catappa*, SO_2 – для числа эпидермальных клеток *T. catappa* и *M. Indica*, СО и NO_2 –

для числа эпидермальных клеток *F. platyphylla*, SO₂ – для числа эпидермальных клеток и размера устьиц *F. platyphylla*, однако ни один из загрязнителей не являлся значимым фактором для числа устьиц, размера устьиц, числа эпидермальных клеток и длины трихомы *P. longifolia*. Изученные параметры предлагается рассматривать как показатели экологического стресса в условиях загрязнения воздуха в городах [69].

В эксперименте сеянцы суринамской вишни *Eugenia uniflora* L. и клузии *Clusia hilariana* Schldt. подвергали имитационному кислотному дождю с pH = 3 в течение 40 дней, через 24 часа после последнего опрыскивания определяли степень анатомических и микроморфологических изменений и повреждений листьев. У *E. uniflora* некротические пятна были сосредоточены в основном в районе центральной жилки, мезофилл стал тоньше, но с гипертрофированными клетками, наблюдались интенсивное шелушение верхнего и нижнего кутикулярных слоев в форме чешуи, деградация и коллапс клеток адаксиального эпидермиса и части губчатой паренхимы, клетки палисадной паренхимы приобрели изодиаметрическую форму без дифференцировки слоев, на абаксиальной поверхности листьев наблюдались деформация устьиц и разрыв устьичного края, степень открытия устьиц больше, чем у контрольных растений. У *C. hilariana* некротические пятна были сосредоточены в основном на краю листьев, обнаружены фрагментация эпидермиса, коллапс клеток гиподермиса, разрушение и увеличение объема клеток губчатой паренхимы, плазмолиз клеток палисадной паренхимы, на адаксиальном эпидермисе присутствовали выступы, углубления и перфорации в виде разрывов клеток кутикулы и эпидермиса, на абаксиальном эпидермисе хорошо просматривался пересеченный рельеф эпи-

дермальных клеток, вспомогательные клетки скручены, а защитные клетки вялые и с поврежденными стенками, иногда наблюдались разрыв устьичного края и наличие повреждений на внешней поверхности защитных клеток. Структурные изменения показали большую восприимчивость *E. uniflora* к кислотному дождю, а меньшая чувствительность *C. hilariana* связана с такими анатомическими характеристиками, как толстая кутикула, наличие трех слоев гиподермы и более толстый и компактный мезофилл [44].

Заключение

Основная масса исследований указывает на значительное уменьшение макро- и микроморфологических параметров ассимиляционного аппарата древесных растений в условиях техногенеза (табл. 1, строки 1, 5), но в то же время независимо от древесного вида и типа промышленного загрязнения в отношении морфологических параметров могут наблюдаться как неспецифические, так и нейтральные адаптивные реакции.

Наибольший интерес вызывает относительная независимость адаптивных реакций в пределах одного органа: лист и хвоя, являясь едиными целостными органами, следуя логике, должны проявлять к одному и тому же стрессовому фактору однонаправленные адаптивные реакции, однако во многих исследованиях мы одновременно видим разнонаправленные специфические и неспецифические реакции в пределах одного органа (табл. 1, строки 2–4, 6–8). Следует отметить отсутствие синхронного проявления неспецифических и нейтральных адаптивных реакций, одновременно проявляются только специфические и нейтральные реакции. Это относится и к макро-, и к микроморфологическим характеристикам. Из этого можно предположить, что неспецифические адаптивные реакции составляют обособленное «направ-

Табл. 1

Распределение цитированных публикаций по встречаемости в результатах исследований специфических, неспецифических и нейтральных адаптивных реакций микро- и макроморфологических параметров ассимиляционных органов в ответ на техногенное загрязнение

№ строки	Неспецифические реакции	Специфические реакции	Нейтральные реакции
<i>Макроморфологические характеристики</i>			
1	[9, 19, 38, 46, 50]	[2, 6, 11, 12, 21, 23, 39, 40, 43, 45, 48, 53, 56, 61, 62, 65, 68, 69]	[42, 55]
2		[4, 18, 22, 26, 32, 34, 41, 59, 64]	
3		[3, 17, 30]	
4		[5, 35]	
<i>Микроморфологические характеристики</i>			
5	[66, 67]	[38, 52, 57]	[55]
6		[39, 44, 45, 69]	
7		[54]	
8		[42, 46–48, 58, 60]	

ление», характеризующее повышенный адаптивный потенциал древесных видов по отношению к техногену. Также обращает на себя внимание то, что во многих случаях одни морфологические параметры изменяются значительно и достоверно (или недостоверно), а другие – незначительно и недостоверно [22, 26, 32, 38, 45–48, 69]. Все эти специфические явления обнаруживаются вследствие того, что рассмотренные в обзоре исследования проведены в разных климатических зонах, на разных видах древесных растений, в условиях различных типов загрязнения и различного уровня загрязнения. Поэтому разработка методов и критериев, позволяющих унифицировать или адаптировать результаты разных исследователей для выделения наиболее общих закономерностей, является задачей для будущих исследователей.

В основе выявленного многообразия адаптивных реакций лежит принцип множественного обеспечения биологически необходимых функций для сохранения гомеостаза, когда биосистема для поддержания своего существования в стрессовых условиях должна противопоставить воздействию внешней среды достаточное разнообразие соответствующих реакций. Чем большее число механизмов адаптации используется растением одновременно на самых разных уровнях организации ассимиляционного аппарата, тем более устойчив организм к действию токсических ингредиентов. Кроме того, не каждый стресс обязательно негативен для деревьев, но может вместо этого выз-

вать повышенную устойчивость к стрессу, а кратковременная стрессовая реакция может не совпадать с длительным изменением жизненного состояния деревьев [25, 33, 51]. Таким образом, в зависимости от величины адаптивного потенциала растения в процессе приспособления включаются те механизмы, которые позволяют при наименьших энергетических затратах повысить его толерантность к стрессовому фактору, а многообразие реакций является залогом повышения устойчивости к фитотоксикантам.

Благодарности. Работа выполнена по теме № АААА-А18-118022190103-0 «Адаптация древесных растений и трансформация лесных экосистем Южно-Уральского региона в контрастных природных и антропогенных условиях» в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00. В работе использована приборная база Центра коллективного пользования «Агидель» УФИЦ РАН.

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-14-50281-Экспансия. Funding: The reported study was funded by RFBR, project number 20-14-50281.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Автухович ИЕ, Ягодин БА. Деревья как индикаторы экологически неблагоприятных условий крупного мегаполиса. Известия ТСХА. 2000;1:180-183.
2. Аминева КЗ. Эколого-биологическая характеристика дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях техногенного загрязнения (на примере Уфимского промышленного центра) (диссертация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 2016.
3. Баканов АВ. Экологическая оценка состояния лесных насаждений с помощью методов фитоиндикации на примере Сергиево-Посадского района (диссертация). М.: МГУЛ; 1997.
4. Башкот ЕН, Дорогобидова АС. Хлорофилльный фотосинтетический потенциал посева как биоиндикатор экологического мониторинга. В кн.: Современные аспекты экологии и экологического образования. Казань; 2005. С. 402-4.
5. Бикмуллин РХ. Оценка состояния древостоев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth) на территории Казанского промышленного центра Республики Татарстан (диссертация). Оренбург: ГОУ ВПО ОГПУ; 2012.
6. Бойко АА. Дендрэкологическая характеристика березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в условиях смешанного типа загрязнения окружающей среды (Уфимский промышленный центр) (диссертация). Оренбург: ГОУ ВПО ОГПУ; 2005.
7. Бурда РИ. К вопросу об антропогенной трансформации флоры. Украинский ботанический журнал. 1996;53(1-2):26-31.
8. Бутник АА. Адаптация анатомического строения видов семейства *Chenopodiaceae* Vent к аридным условиям (диссертация). Ташкент; 1984.
9. Бухарина ИЛ, Ведерников КЕ, Поварничина ТМ. К вопросу о влиянии техногенной среды на формирование и биохимический состав годичного побега древесных растений. Вестник Ижевского государственного технического университета. 2007;(2):145-8.

10. Василевская ВК. Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана. В кн.: Проблемы современной ботаники. Том 2. М.: Наука; 1965. С. 5-17.
11. Василевская НВ, Сидорчук АВ. Воздействие промышленного загрязнения комбината «Печенганикель» на динамику роста *Sorbus gorodkovii* Rojark (Мурманская область). Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2018;3(172):28-35.
12. Василевская НВ, Лебедев ИЕ. Воздействие техногенного загрязнения г. Мурманска на рост и развитие *Sorbus gorodkovii* Rojark. Естественные и технические науки. 2016;4(94):23-8.
13. Васильев БР. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: Издательство ЛГУ; 1988.
14. Вишневская ЛИ. Некоторые экологические аспекты исследования жилкования листа древесных. В кн.: Материалы конференции молодых ботаников к 40-летию Главного ботанического сада АН СССР. М.: ГБС АН СССР; 1990. С. 3-9.
15. Гетко НВ. Растения в техногенной среде: Структура и функция ассимиляционного аппарата. Минск: Наука и техника; 1989.
16. Горышина ТК. Растения в городе. Л.: ЛГУ; 1991.
17. Донцов АС, Сунцова ЛН, Иншаков ЕМ. Оценка состояния окружающей среды г. Красноярска по состоянию фотосинтетического аппарата ели сибирской. Хвойные бореальной зоны. 2016;37(5-6):246-50.
18. Жиров ВК, Голубева ЕИ, Говорова АФ, Хаитбаев АХ. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере. М.: Наука; 2007.
19. Зайцев ГА, Кулагин АЮ. Сосна обыкновенная и нефтехимическое загрязнение. Дендрэкологическая характеристика, адаптивный потенциал и использование. М.: Наука; 2006.
20. Калиниченко АА. Влияние хлорхолинхлорида на изменение некоторых морфологических признаков у древесных растений. Научные труды Украинской сельскохозяйственной академии. 1973;94(2):56-8.
21. Кулагин АА, Зайцев ГА. Лиственница Сукачева в экстремальных лесорастительных условиях Южного Урала. М.: Наука; 2008.
22. Легощина ОМ. Оценка ростовых процессов у древесных растений в условиях преобладающего влияния выбросов промзоны г. Кемерово. Бюллетень науки и практики. 2016;(5):14-9.
23. Лукина ЮМ. Влияние техногенного загрязнения комбината «Североникель» на рост и развитие древесных растений: на примере *Betula Czerepanovii* Orlova (диссертация). Петрозаводск: Петрозаводский государственный университет; 2011.
24. Марценюк ВБ. Зависимость повреждаемости листьев растений от концентрации газа и экспозиции опыта. В кн.: Газоустойчивость растений. Новосибирск: Наука; 1980. С. 173.
25. Маслов СП. Ограничения возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода. В кн.: Уровни организации биологических систем. М.: Наука; 1980. С. 8-19.
26. Неверова ОА. Морфометрическая и дендрохронологическая диагностика состояния древесных насаждений как способ индикации загрязнения урбанизированной среды. Успехи современного естествознания. Биологические науки. 2002;(1):57-64.
27. Неверова ОА, Колмогорова ЕЮ. Ксерофитизация листьев древесных растений как показатель загрязнения атмосферного воздуха (на примере г. Кемерово). Лесное хозяйство. 2002;(3):29-33.
28. Николаевский ВС. Некоторые закономерности поглощения сернистого ангидрида древесными растениями. Ученые записки Пермского университета. 1971;2(277):29-35.
29. Оскворидзе ТД. Анатомическое строение листьев и хвои основных лесобразующих пород. Тбилиси: Мицнерба; 1975.
30. Сейдафаров РА. Эколого-биологические особенности липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в условиях техногенного загрязнения (на примере Уфимского промышленного центра) (диссертация). Уфа: ИБ УНЦ РАН; 2009.
31. Скотников ДВ. Дендрэкологическая характеристика ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях нефтехимического загрязнения (Уфимский промышленный центр) (диссертация). Уфа: ИБ УНЦ РАН; 2007.
32. Сухарева ТА, Лукина НВ. Химический состав и морфометрические характеристики хвои ели сибирской на Кольском полуострове в процессе деградиционной сукцессии лесов. Лесоведение. 2004;(2):36-43.
33. Тарабрин ВП. Природа устойчивости растений к промышленным эксгалатам. В кн.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР; 1984. С. 90-7.
34. Тужилкина ВВ, Плюснина СН. Комплексная оценка состояния хвои *Piceae obovata* (Pinaceae) в условиях аэротехногенного загрязнения. Растительные ресурсы. 2014;50(4):579-86.

35. Турмухаметова НВ. Особенности морфогенеза побегов и феноритмов *Betula pendula* Roth и *Tilia cordata* Mill. в условиях городской среды (диссертация). Новосибирск: ЦСБС СО РАН; 2005.
36. Тутаюк ВХ. Анатомия и морфология растений. М.: Высшая школа; 1972.
37. Эсау К. Анатомия растений. Т. 1, Т. 2. М.: Мир; 1969.

Общий список литературы/Reference List

1. Avtukhovich IYe, Yagodin BA. [Trees as indicators of environmentally disadvantaged conditions of a large metropolis]. *Izvestiya TSKhA*. 2000;1:180-3. (In Russ.)
2. Amineva KZ. [Ecological and biological characteristic of oak (*Quercus robur* L.) in conditions of technogenic pollution as exemplified with Ufa industrial center (dissertation)]. Tolyatti: IEVB RAN; 2016. (In Russ.)
3. Bakanov AV. [Ecological assessment of the conditions of forest plantations using phytoindication methods as exemplified with Sergiev Posad district (dissertation)]. М.: MGUL; 1997. (In Russ.)
4. Bashkot YeN, Dorogobidova AS. [Chlorophyll photosynthetic potential of crop as a bioindicator of environmental monitoring]. In: *Sovremennyye Aspekty Ekologii i Ekologicheskogo Obrazovaniya*. Kazan; 2005, P. 402-4. (In Russ.)
5. Bikmullin RKh. [Assessment of the condition of pine forest stands (*Pinus sylvestris* L.) and birch (*Betula pendula* Roth) in the territory of Kazan Industrial Center of the Tatarstan Republic (dissertation)]. Orenburg: GOU VPO OGPU; 2012. (In Russ.)
6. Boyko AA. [Dendroecological characteristic of birch (*Betula pendula* Roth.) under conditions of mixed type of environmental pollution (Ufa Industrial Center) (dissertation)]. Orenburg: GOU VPO OGPU; 2005. (In Russ.)
7. Burda RI. [On the issue of anthropogenic flora transformation]. *Ukrainskiy Botanicheskiy Zhurnal*. 1996;53(1-2):26-31. (In Russ.)
8. Butnik AA. [Adaptation of the anatomical structure of species of the Chenopodiaceae Vent family to arid conditions (dissertation)]. Tashkent; 1984. (In Russ.)
9. Bukharina IL, Vedernikov KE, Povarnitsina TM. [On the issue of influence of the technogenic environment on the formation and biochemical composition of the annual shoot of woody plants]. *Vestnik Izhevskogo Gosudarstvennogo Tekhnicheskogo Universiteta*. 2007;(2):145-8. (In Russ.)
10. Vasilevskaya VK. [Structural adaptations of plants of hot and cold deserts of Central Asia and Kazakhstan]. In: *Problemy Sovremennoy Botaniki*. Tom 2. Moscow: Nauka; 1965, P. 5-17. (In Russ.)
11. Vasilevskaya NV, Sidorchuk AV. [Impact of industrial pollution of "Pechenganikel" plant on the growth dynamics of *Sorbus gorodkovii* Pojark (Murmansk region)]. *Uchenyye Zapiski Petrozavodskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 2018;3(172):28-35. (In Russ.)
12. Vasilevskaya NV, Lebedevich IYe. [Impact of technogenic pollution of Murmansk city on the growth and development of *Sorbus gorodkovii* Pojark]. *Yestestvennyye i Tekhnicheskiye Nauki*. 2016;4(94):23-8. (In Russ.)
13. Vasilyev BR. *Stroyeniye Lista Drevesnykh Rasteniy Razlichnykh Klimaticheskikh Zon*. [Structure of Leaves of Woody Plants of Different Climatic Zones]. Leningrad: Izdatelstvo LGU; 1988. (In Russ.)
14. Vishnevskaya LI. [Some ecological aspects of the study of leaf venation of woody plants]. In: *Materialy Konferentsii Molodykh Botanikov k 40-Letiyyu Glavnogo Botanicheskogo Sada AN SSSR*. М.: GBS AN SSSR; 1990. P. 3-9. (In Russ.)
15. Getko NV. *Rasteniya v Tekhnogennoy Srede: Struktura i Funktsiya Assimiliatsionnogo Apparata*. [Plants in the Technogenic Environment: Structure and Function of the Assimilation Apparatus]. Minsk: Nauka i Tekhnika; 1989. (In Russ.)
16. Goryshina TK. *Rasteniya v Gorode*. [Plants in the City]. Leningrad.: LGU; 1991. (In Russ.)
17. Dontsov AS, Suntsova LN, Inshakov YeM. [Assessment of the state of the environment of Krasnoyarsk city by the state of the photosynthetic apparatus of Siberian spruce]. *Khvoynye Borealnoy Zony*. 2016;37(5-6):246-50. (In Russ.)
18. Zhironov VK, Golubeva YeI, Govorova AF, Khaitbayev AKh. *Strukturno-Funktsionalnye Izmeneniya Rastitelnosti v Usloviyakh Tkhnogennogo Zagriazneniy na Kraynem Severe*. [Structural and Functional Changes in Vegetation under Conditions of Technogenic Pollution in the Far North]. М.: Nauka; 2007. (In Russ.)
19. Zaytsev GA, Kulagin AYu. *Sosna Obyknoennaya i Neftekhimicheskoye Zagriazneniye. Dendrologicheskaya Kharakteristika, Adaptivnyi Potentsial i Ispolzovaniye*. [The Pine and Petrochemical Pollution. Dendroecological Characteristic, Adaptive Potential and Use]. Moscow: Nauka; 2006. (In Russ.)
20. Kalinichenko AA. [Effect of chlorocholine chloride on the change of some morphological features in woody plants]. *Nauchnyye Trudy Ukrainskoy Selskokhozyaystvennoy Akademii*. 1973;94(2):56-8. (In Russ.)
21. Kulagin AA, Zaytsev GA. *Listvennitsa Sukacheva v Ekstremalnykh Lesorastitelnykh Usloviyakh*

- Yuzhnogo Urala. [Larch in Extreme Forest Conditions of the Southern Urals]. Moscow: Nauka; 2008. (In Russ.)
22. Legoshchina OM. [Assessment of growth processes in woody plants under conditions of prevailing influence of Kemerovo industrial zone emissions]. Byulleten Nauki i Praktiki. 2016;(5):14-9. (In Russ.)
 23. Lukina YuM. [Effect of technogenic pollution of the “Severonikel” plant on the growth and development of woody plants: on the example of *Betula Czerepanovii* Orlova (dissertation)]. Petrozavodsk: Petrozavodskiy Gosudarstvennyy Universitet; 2011. (In Russ.)
 24. Martsenyuk VB. [Dependence of plant leaf damage on gas concentration and experience exposure]. In: Gazoustoychivost Rasteniy. Novosibirsk: Nauka; 1980. P. 173. (In Russ.)
 25. Maslov SP. [Limitations of homeostatic capabilities by multifunctionality and the main ways to bypass it]. In: Urovni Organizatsii Biologicheskikh Sistem. Moscow: Nauka; 1980. P. 8-19. (In Russ.)
 26. Neverova OA. [Morphometric and dendrochronological diagnostics of the state of woody plantations as a method of indicating pollution of the urbanized environment]. Uspekhi sovremennogo yestestvoznaniya. Biologicheskiye nauki. 2002;(1):57-64. (In Russ.)
 27. Neverova OA, Kolmogorova YeYu. [Xerophytization of leaves of woody plants as an indicator of atmospheric air pollution as exemplified with emerovo city]. Lesnoye Khozyaystvo. 2002;(3):29-33. (In Russ.)
 28. Nikolayevskiy VS. [Some regularities of sulphurous anhydride uptake by woody plants]. Uchenye Zapiski Permskogo Universiteta. 1971;2(277):29-35. (In Russ.)
 29. Oskvoridze TD. Anatomicheskoye Stroyeniye List'yev i Khvoi Osnovnykh Lesoobrazuyuschikh Porod. [Anatomical Structure of Leaves and Needles of the Main Forest-Forming Species]. Tbilisi: Mitsnerba; 1975. (In Russ.)
 30. Seydafariyov RA. [Ecological and biological features of lime (*Tilia cordata* Mill.) in conditions of anthropogenic pollution as exemplified with Ufa industrial center] (dissertation). Ufa: IB UNTS RAN; 2009. (In Russ.)
 31. Skotnikov DV. [Dendroecological characteristic of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in conditions of petrochemical pollution (Ufa Industrial Center) (dissertation)]. Ufa: IB UNTS RAN; 2007. (In Russ.)
 32. Sukhareva TA, Lukina NV. [Chemical composition and morphometric characteristics of Siberian spruce needles on the Kola Peninsula during forests degradation succession]. Lesovedeniye. 2004;(2):36-43. (In Russ.)
 33. Tarabrin VP. [Nature of plant resistance to industrial exhalates]. In: Adaptatsiya Drevesnykh Rasteniy k Ekstremalnym Usloviyam Sredy. Petrozavodsk: Karelskiy Filial AN SSSR; 1984. P. 90-7. (In Russ.)
 34. Tuzhilkina VV, Plyusnina SN. [Complex assessment of *Piceae obovata* (Pinaceae) needles under conditions of aerotechnogenic contamination]. Rastitelnye Resursy. 2014;50(4):579-86. (In Russ.)
 35. Turmukhametova NV. [Features of shoots morphogenesis and phenorhythms of *Betula pendula* Roth and *Tilia cordata* Mill. in conditions of the urban environment (dissertation)]. Novosibirsk: TSSBS SO RAN; 2005. (In Russ.)
 36. Tutayuk VKh. Anatomiya i Morfologiya Rasteniy. [Anatomy and Morphology of Plants]. Moscow: Vysshaya Shkola; 1972. (In Russ.)
 37. Esau K. [Anatomy of Plants. Vol. 1, Vol. 2]. Moscow: Mir; 1969. (In Russ.)
 38. Abbasi S, Hosseini S, Khorasani N, Karbassi A. Responses of the morphological traits of elm (*Ulmus minor* “Umbraculifera”) leaves to air pollution in urban areas (a case study of Tehran metropolitan city, Iran). Applied Ecol Environ Res. 2018;16 (4):4955-68.
 39. Allahnouri M, Ghasemi AF, Pazhouhan I. Traffic effects on leaf macro- and micromorphological traits. Folia Oecologica. 2018;45(2):92-101.
 40. Areington CA, Varghese B, Sershen N. The utility of biochemical, physiological and morphological biomarkers of leaf sulfate levels in establishing *Brachylaena discolor* leaves as a bioindicator of SO₂ pollution. Plant Physiol Biochem. 2017;118:295-305.
 41. Aribal LG, Llamas EJM, Bruno AGT, Medina MA. Comparative leaf morphometrics of two urban tree species: an assessment to air pollution impacts. J Biodivers Environ Sci. 2016;9(1):106-15.
 42. Bezerra LA, Callado CH, Cunha MD. Does an urban environment affect leaf structure of *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae)? Acta Botanica Brasiliica. 2020;34(2):266-76.
 43. Chaudhary IJ, Rathore D. Dust pollution: Its removal and effect on foliage physiology of urban trees. Sustainable Cities Soc. 2019;51:101696.
 44. Da Silva LC, Oliva MA, Azevedo AA, Araújo JM, Aguiar RM. Micromorphological and anatomical alterations caused by simulated acid rain in resting plants: *Eugenia uniflora* and *Clusia hilariana*. Water Air Soil Pollut. 2005;(168):129-43.
 45. Dineva SB. Comparative studies of the leaf morphology and structure of white ash *Fraxinus americana* L. and London plane tree *Platanus acerifo-*

- lia* Willd growing in polluted area. *Dendrobiology*. 2004;52:3-8.
46. Dineva SB. Development of the leaf blades of *Acer platanoides* in industrially contaminated environment. *Dendrobiology*. 2006;55:25-32.
 47. Dineva SB. Leaf blade structure and the tolerance of *Acer negundo* L. (Box elder) to the polluted environment. *Dendrobiology*. 2005;53:11-16.
 48. Jahan S, Iqbal MZ. Morphological and anatomical studies of leaves of different plants affected by motor vehicles exhaust. *J Islam Acad Sci*. 1992;5(1):21-3.
 49. Kocon J. Influence of NO₂ and SO₂ as well as of acid rain of the structure of needles and wood quality of *Abies alba* Mill. *Stand. Ann Warsaw Agricult Univ – SGGWAR Forestry Wood Technol*. 1990;(40):75-81.
 50. Kosiba P. Variability of morphometric leaf traits in small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill.) under the influence of air pollution. *Acta Soc Bot Polon*. 2008;77(2):25-137.
 51. Kozłowski TT, Pallardy SG. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot Rev*. 2002;68(2):270-334.
 52. Lagharil SK, Zaidil MA, Razaq G. Impact of solid waste burning air pollution on some physiological characteristics of some plants. *Pakistan J Bot*. 2015;47(1):225-32.
 53. Leghari SK, Asrar M. Effect of air pollution on the leaf morphology of common plant species of Quetta city. *Pakistan J Bot*. 2013;(45):447-54.
 54. Liang D, Ma C, Wang Y, Wang Y, Chen-xi Z. Quantifying PM_{2.5} capture capability of greening trees based on leaf factors analyzing. *Environ Sci Pollut Res*. 2016;(23):21176-86.
 55. Mc Dermot CR, D'Amico V, Trammell T. Sensitivity of stomate size in red maple (*Acer rubrum* L.) trees in deciduous forests to urban conditions. Preprints. 2020:2020040235. doi: 10.20944/preprints202004.0235.v1
 56. Mikhailova TA, Afanasieva LV, Kalugina OV, Shergina OV, Taranenko EN. Changes in nutrition and pigment complex in pine (*Pinus sylvestris* L.) needles under technogenic pollution in Irkutsk region, Russia. *J Forest Res*. 2017;22(6):386-92.
 57. Mitu KJ, Islam MA, Biswas P, Marzia S, Ali MA. Effects of different environmental pollutants on the anatomical features of roadside plants. *Progressive Agriculture*. 2019;30(4):344-51.
 58. 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. *Bull Environ Contaminat Toxicol*. 2010;(85):251-5.
 59. Qadir SU, Raja V, Siddiqui WA. Morphological and biochemical changes in *Azadirachta indica* from coal combustion fly ash dumping site from a thermal power plant in Delhi. India. *Ecotoxicol Environ Safety*. 2016;129:320-8.
 60. Rashidi F, Jalili A, Kafaki SB, Sagheb-Talebi K, Hodgson J. Anatomical responses of leaves of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) to urban pollutant gases and climatic factors. *Trees*. 2012;(26):363-75.
 61. Rostunov A, Konchina T, Zhestkova E, Gusev D, Kharitonov S. The dependence of morphological and physiological indicators of the leaves of woody plants on the degree of technogenic pollution. In: *Proceedings of the 11th International Scientific and Practical Conference. "Environment. Technology. Resources"*. Vol. I. Latvia: Rezekne Academy of Technologies; 2017. p. 235-9.
 62. Seyyednejad SM, Koochak H. Some morphological and biochemical responses due to industrial air pollution in *Prosopis juliflora* (Swartz) DC plant. *African J Agricult Resh*. 2013;8(18):1968-74.
 63. Seyyednejad SM, Niknejad M, Koochak H. A Review of some different effects of air pollution on plants. *Res J Environ Sci*. 2011;5(4):302-9.
 64. Seyyednejad SM, Niknejad M, Yusefi M. Study of air pollution effects on some physiology and morphology factors of *Albizia lebbek* in high temperature condition in Khuzestan. *J Plant Sci*. 2009a;4:122-6.
 65. Seyyednejad SM, Niknejad M, Yusefi M. The effect of air pollution on some morphological and biochemical factors of *Callistemon citrinus* in petrochemical zone in South of Iran. *Asian J Plant Sci*. 2009b;(8):562-5.
 66. Shaheen AM, Al-Toukhy AA, Hajar AS. Effect of air pollution on leaf traits of three tree species growing in the industrial zone of Jeddah, Saudi Arabia. *Meteorol Environ Arid Land Agricult Sci*. 2016;26(2):33-40.
 67. Shrestha SD, Devkota A, Jha PK. Assessment of air pollution impact on micro-morphological and biochemical properties of *Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels and *Lagerstroemia indica* L. *Scientific World*. 2021;14(14):132-40.
 68. Swain S, Mallick SN, Prasad P. Effect of industrial dust deposition on photosynthetic pigment chlorophyll and growth of selected plant species in Kalunga Industrial areas, Sundargarh, Odisha. *Int J Bot Studies*. 2016;1(5):1-5.
 69. Uka UN, Belford EJD. Response of roadside tree leaves in a tropical city to automobile pollution. *Notulae Scientia Biologicae*. 2020;12(3): 752-68.