

ТЕХНОГЕНЕЗ И СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ: ПОВРЕЖДЕНИЯ, АДАПТАЦИИ, СТРАТЕГИИ. ЧАСТЬ 2. ВЛИЯНИЕ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ.

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 вторая часть обзора работ по изучению адаптивных реакций древесных растений на техногенные изменения среды. Рассмотрены научные публикации, в которых описаны физиологические реакции ассимиляционного аппарата древесных растений. Рассмотрены специфические и неспецифические реакции различных древесных видов на уровнях водного обмена и пигментного комплекса как на один и тот же техногенный фактор, так и на разные виды воздействия, включая имитацию стрессовых условий в экспериментах с дозированным внесением токсикантов в среду. Обсуждается отсутствие прямой зависимости между физиологическими параметрами, используемыми при подсчете индекса толерантности, который дает противоречивые результаты и не в полной мере отражает чувствительность физиологических процессов к уровню загрязнения. Показана относительная независимость физиологических адаптивных реакций листа и хвои, несмотря на единство и целостность этих органов. Обсуждаются причины таких поливариантных реакций, лежащие в основе адаптивного потенциала и толерантности видов к техногенезу.

Ключевые слова: промышленное загрязнение, водный обмен хвои/листьев, пигментный комплекс хвои/листьев, адаптивные реакции.

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL RESPONSES OF WOODY PLANTS TO ANTHROPOGENIC ENVIRONMENTAL CHANGES: DAMAGE, ADAPTATIONS AND STRATEGIES. PART 2. EFFECTS ON PHYSIOLOGICAL FUNCTIONS

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 second in a series of reviews of studies of the adaptive responses of woody plants to anthropogenic environmental changes addresses publications where physiological responses of the assimilation apparatus of woody plants are described. Considered are the specific and nonspecific changes at the levels of water metabolism and pigment complex occurring in different species in response both to a particular anthropogenic factor and to different impacts, including mimicking of stressor conditions in experiments where dosed levels of toxicants were introduced into the environment. Discussed is the absence of direct relationships between the physiological parameters used to calculate the tolerance index, which proved to be an inconsistent measure and to reflect loosely the sensitivity of physiological processes to pollution levels. The adaptive responses of leaves and needles appear relatively independent from each other despite the integrity of these organs. The causes of such diverse responses at the base of the adaptive potential and tolerance of woody plant species to anthropogenic impacts are discussed.

Keywords: industrial pollution, water metabolism of leaves/needles, pigment complex of leaves/needles, adaptive responses.

ВВЕДЕНИЕ ВОДНЫЙ ОБМЕН

Водный обмен – поступление воды в растение и отдача ее растением – в условиях техногенеза имеет свою специфику. Промышленное загрязнение влияет на ча-

стичное разрушение кутикулярного слоя и покровных тканей, под влиянием неблагоприятных факторов повышает транспирацию листа в несколько раз, снижает общее содержание воды, содержание связанной воды и водоудерживающую способность, в результате чего

оводненность листьев растений, произрастающих в условиях высокой загрязненности воздуха, обычно на 10–15% ниже при сравнении с растениями, находящимися в чистой атмосфере. Последствия стресса могут проявиться и при формировании листьев новой генерации, не имеющих прямого контакта со стрессовым фактором [12, 15, 21, 24, 25, 31, 53, 77].

В настоящее время в литературе имеются многочисленные исследования о связи водного обмена с устойчивостью растений к ряду неблагоприятных факторов окружающей среды. По мнению некоторых авторов, устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды в большей мере определяется состоянием внутриклеточной воды, включая соотношение свободной и связанной воды. Растения способны снижать потери воды за счет перевода ее в осмотически неактивную форму путем связывания с различными веществами [14, 20, 23, 31]. Считается, что содержание свободной воды определяет интенсивность физиологических процессов, а связанной – устойчивость к обезвоживанию клеток [1, 39]. У более устойчивых видов при произрастании в условиях промышленного загрязнения происходит увеличение количества связанной воды [36]. При нормальном водоснабжении для устойчивых видов характерно повышенное содержание общей и свободной воды и повышенная водоудерживающая способность [31].

Транспирация – наиболее важный фактор водного обмена растений, так как испарение воды создает градиент, который является причиной передвижения воды по растению [24]. По мнению многих авторов, транспирация является основным процессом, характеризующим водный обмен растения в условиях загрязнения [12, 14, 21, 22, 53]. Уменьшение интенсивности транспирации в условиях загрязнения не только приводит к нарушению температурного режима, но и способствует большей аккумуляции токсикантов в растениях. Их избыточное накопление в листьях в свою очередь увеличивает водоудерживающую способность тканей, что снижает количество свободной воды и приводит к перегреву листьев [31].

Дефицит водного насыщения – лабильный и чувствительный к различным внешним воздействиям показатель [12]. Возникновение дефицита водного насыщения приводит к специфическим изменениям метаболизма, что некоторые авторы рассматривают как адаптационные реакции, обеспечивающие устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды [19, 69]. Устойчивые виды отличаются повышенным содержанием трудно извлекаемой воды, повышают водоудерживающую способность на 6–22% по сравнению с контролем и имеют низкую величину водного дефицита [26, 31]. Физиологические процессы без заметных нарушений могут протекать при неболь-

шой величине водного дефицита – от 3 до 14%. Без ущерба переносится потеря воды до половины массы насыщения, а уровень, вызывающий серьезные нарушения, находится приблизительно между 1/4 и 3/4 от общего содержания воды [12].

ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС

Фотосинтез – очень чувствительный физиологический процесс, зависящий от состояния ассимиляционного аппарата и растения в целом. Изучение реакций пигментного фонда растений в онтогенезе и в зависимости от основных факторов внешней среды создает возможность воздействия на фотосинтетическую продуктивность через ее основу – пигментный аппарат [49]. Общее содержание различных пигментов в листьях варьируется у разных растений. Древесные растения в целом характеризуются меньшей интенсивностью фотосинтеза по сравнению с травянистыми, что связано с меньшим количеством фотосинтетических единиц в хлоропластах древесных растений [12]. Считается, что различия в содержании пигментов у растений разных видов и экотипов связаны с теми условиями инсоляции, в которых происходило их формирование [51]. Эти различия наследственно закреплены и выступают как фотоиндикаторы условий среды. Сезонные изменения фотосинтетической активности происходят при изменении площади растущего листа: в течение вегетации фотосинтетическая активность листьев повышается до момента полного формирования листовой пластинки, затем с увеличением возраста – понижается [10, 24]. Уровень фотосинтетической активности в значительной степени зависит от соотношения скоростей образования новых и разрушения старых молекул хлорофилла. Последнее находится в прямой зависимости от физиологического состояния клетки и растения, определяемого условиями произрастания и давлением стрессовых факторов [60, 83].

В условиях города из-за более высоких температур воздуха, асфальтового покрытия, повышенной плотности почв, загрязненности почв легко растворимыми солями (вызывающими осмотическое связывание воды) уменьшается листовая поверхность и существенно снижается фотосинтетическая деятельность деревьев [26, 30, 31, 40]. К факторам, снижающим фотосинтетическую активность древесных растений в условиях техногенеза, следует отнести также пыль и сажу в воздухе, которые приводят к закупориванию устьиц, задержке поглощения CO_2 растениями, изменению оптических свойств и теплового баланса листа, а повышенная мутность городской атмосферы уменьшает поступление солнечной радиации и продолжительность солнечного влияния [10, 21, 48, 52].

Газы техногенного происхождения (SO_2 , NO_x , HF, HCl) понижают водный потенциал клеточных стенок

(что приводит к плазмолизу), вызывают набухание хлоропластов, дезорганизацию их внутренней мембранной системы, снижают синтез хлорофилла и его активность [7]. Синергическое взаимодействие нескольких загрязняющих газов оказывает более сильное влияние на количество пигментов фотосинтеза, чем действие каждого газа в отдельности [12, 25, 95]. В условиях техногенного загрязнения усиливается синтез абсцизовой кислоты, ингибирующей процесс фотосинтеза [9, 11, 29].

В условиях интенсивной техногенной нагрузки возможны изменения в пигментном фонде растений, которые могут служить индикатором их толерантности к этому фактору. О степени сформированности фотосинтетического аппарата можно судить по отношениям «хлорофилл *a* (Хл *a*) / хлорофилл *b* (Хл *b*)» и «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды», которые являются маркерами антропогенного воздействия на окружающую среду. Считается, что при загрязнении атмосферы первое соотношение уменьшается, а второе – увеличивается. Некоторые авторы указывают на то, что снижение величины «Хл *a* / Хл *b*» может характеризовать газоустойчивость растений. Чаще всего хлорофилл *a* является более лабильным в отношении любых нарушений естественного пигментного комплекса [12, 13, 17, 21, 25, 28, 33–35, 38, 49–51, 73].

Таким образом, реакции показателей водного обмена и пигментного комплекса хвои и листьев очень часто используются для мониторинга повреждения промышленными загрязнителями. Наиболее общей и частой реакцией для всех видов растений в дендрэкологии считается подавление процессов водного обмена, угнетение фотосинтеза, интенсивное разрушение всех пигментов и деструкция хлоропластов. С другой стороны, интенсивное загрязнение атмосферы промышленными токсикантами по-разному влияет на физиологические процессы в ассимиляционных органах древесных растений: металлоустойчивость и ответные реакции водного обмена и пигментного комплекса на техногенное воздействие довольно сложны и могут проявляться как специфическими, так и неспецифическими реакциями.

В дендрэкологии к специфическим адаптивным реакциям принято относить следующие основные физиологические изменения:

- уменьшение интенсивности транспирации (как показатель уменьшения вентиляруемости внутренних полостей листа для уменьшения проникновения токсикантов) при кратковременной и незначительной фумигации токсикантами, а при хронической фумигации – значительное усиление интенсивности транспирации (потеря возможности контролировать транспирационный процесс);
- увеличение относительного содержания воды в листе (как результат уменьшения интенсивности

транспирации и увеличения количества физиологически связанной воды);

- уменьшение дефицита водного насыщения листа (как результат уменьшения интенсивности транспирации и увеличения относительного содержания воды в листе);

- уменьшение содержания Хл *a* и компенсаторное увеличение Хл *b* и каротиноидов;

- уменьшение соотношения «Хл *a* / Хл *b*» и увеличение соотношения «(Хл *a* + Хл *b*) / каротиноиды».

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

Обзор влияния техногенеза на водный обмен ассимиляционного аппарата древесных растений проведен по климатическим зонам в направлении с запада на восток. В первую очередь дан обзор Европейской зоны начиная с зарубежных стран (Германия и Польша) и в пределах Российской Федерации: Псков-Сыктывкар-Ижевск-Уфа-Кемерово-Красноярск. Второй пояс составляют зарубежные страны Азии – Индия и Китай. Отдельно показаны адаптивные реакции при искусственной имитации стрессовых условий.

Промышленные центры, городская среда, автотранспорт

Анализ содержания воды в живой хвое *Picea abies* L. с помощью микроизображения, полученного методом ядерного магнитного резонанса на ядрах ¹H (1H-NMR), показал увеличение содержания воды в хвое древостоев загрязненных районов (повышенное загрязнение атмосферы SO₂, NO, NO₂, O₃) северной Вестфалии (Германия). Авторы связывают это с пониженной скоростью испарения, вызванной деградацией трубчатых восков и ранним образованием восковых слоев, покрывающих поверхность хвои [74].

Исследования, выполненные в Польше, показывают, что в условиях избыточных концентраций Cd, Pb, Zn, Fe и Mn в почвах, прилегающих к промышленным заводам в городе Сосновец (главный центр Верхнесилезского промышленного района), выявлено пониженное относительное содержание воды (в среднем 76% по району исследований) в листьях робинии (*Robinia pseudoacacia* L.), причем с усилением загрязнения этот показатель значительно снижается (на 9% относительно контроля). Данная тенденция сохранялась на протяжении всего вегетационного периода. Выявлены значимые положительные корреляции (R² до 0,51) между показателями относительного содержания воды, pH клеточного сока и содержанием металлов в почве. Индекс толерантности к загрязнению воздуха (4,7–9,2) показал чувствительность робинии к загряз-

нению воздуха, включая тяжелые металлы, что позволяет использовать ее в качестве биоиндикатора [92].

В условиях загрязнения городской среды Кракова полициклическими ароматическими углеводородами от выбросов автотранспорта показано, что в динамике вегетационного периода наблюдалась смена реакции на усиление загрязнения у липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill) и тополя канадского (*Populus × canadensis* Moench сорт Robusta) по содержанию воды в листьях. У обоих видов отмечался постоянный рост содержания воды от мая до ноября, как в контрольных, так и в загрязненных условиях. При этом в период с мая по июль при усилении загрязнения этот показатель значительно понижался по сравнению с контрольными условиями, однако в период с августа по ноябрь реакция менялась на противоположную, и с усилением загрязнения оводненность листьев возрастала у обоих видов, причем к ноябрю разница между загрязнением и контролем становилась значительной, и особенно ярко это проявлялось у тополя [68].

В условиях города Пскова (повышенное содержание SO_2 , NO_2 , CO_2 , Pb и фторидов) отмечено уменьшение содержания общей воды в листьях у древесных видов центра города по сравнению с контролем, значительное – у березы *Betula pendula* Roth и липы *Tilia cordata* L. (на 6,3 и 4,7% соответственно), среднее – у сирени *Syringa vulgaris* L. (на 2,8%) и незначительное – у тополя *Populus nigra* L. (на 1,8%). При этом наблюдались видоспецифические перераспределения во фракционном составе – уменьшалось количество свободной воды, но увеличивалось количество связанной, значительно у липы (на 17,9 и 13,1%), умеренно у березы (на 11,7 и 5,4%) и тополя (на 10,8 и 9,4%), незначительно у сирени (на 7,7 и 4,9%). У всех видов при усилении загрязнения снижались водоудерживающая способность (значительно у сирени – на 6,9%, умеренно у тополя и березы – на 4,2 и 4%, незначительно у липы – на 2,3%) и степень суккулентности (приблизительно одинаково у всех видов – на 0,14–0,16 г/дм²), но усиливались интенсивность транспирации (значительно у сирени – на 6,6 г/дм²·час, умеренно у липы – на 4,8 г/дм²·час, незначительно у тополя – на 1,5 г/дм²·час) и, следовательно, дефицит водного насыщения (значительно у березы и липы – на 7,4 и 7,2%, незначительно у тополя и сирени – на 5 и 4,5%). Таким образом, ни у одного вида не наблюдалось тесных и прямых взаимосвязей между параметрами водного обмена в условиях загрязнения, всегда прослеживалась видоспецифичность в их соотношении, однако можно отметить, что тополь характеризуется наилучшей адаптацией водного обмена к загрязненным городским условиям [46].

В условиях загрязнения Сыктывкарского лесопромышленного комплекса показано, что не все процессы водного обмена хвои ели сибирской (*Picea obovata*

Ledeb.) претерпевали существенные изменения: на контрольном и загрязненном участках влагоемкость (57 и 58% соответственно), оводненность (53 и 57% соответственно) и водный потенциал (–0,2 Мп на обоих участках) были практически одинаковы, но в условиях загрязнения при возрастании устьичной проводимости (на 0,6 моль/м²·с) наблюдалось незначительное повышение водного дефицита (на 5%) и значительное снижение интенсивности транспирации (на 5,2 мкмоль/м²·с) и фотосинтеза (на 30,8 мкмоль/м²·с), что подтверждает высокую чувствительность транспирации к стрессовым воздействиям [32].

Наибольший вклад в загрязнение атмосферы г. Ижевска вносят предприятия черной металлургии, теплоэнергетики, машиностроения, автотранспорт. При усилении загрязнения в градиенте «контроль» → «магистральные посадки» → «насаждения санитарно-защитной зоны промышленных предприятий» листья березы повислой, клена ясенелистного, липы мелколистной и караганы древовидной увеличивали водоудерживающую способность значительно, а ивы козьей и яблони ягодной – незначительно. Противоположная реакция наблюдалась у тополя бальзамического и розы майской – снижение водоудерживающей способности в условиях загрязнения, а у рябины обыкновенной достоверных отличий не выявлено. На примере березы показано, что при значительном повышении водоудерживающей способности в условиях стресса наблюдалось снижение ассимиляционной активности, в то время как у клена при среднем уровне водоудерживающей способности более высокие показатели интенсивности фотосинтеза по сравнению с березой, что характеризует адаптивную роль данных показателей. За исключением клена, у остальных древесных растений в течение вегетации водоудерживающая способность достоверно снижалась, что может быть обусловлено нарушением защитных свойств мембран клеток листьев, связанных с продолжительным воздействием поллютантов на ассимиляционный аппарат растений и накоплением в них загрязняющих веществ [6–7].

В условиях нефтехимического загрязнения Уфимского промышленного центра показаны видоспецифические реакции водного обмена хвои и листьев основных лесообразователей (сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), лиственница Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.), ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), липа мелколистая (*Tilia cordata* Mill), береза повислая (*Betula pendula* Roth)). Хвоя и листья исследованных видов характеризовались высоким относительным содержанием воды (ОСВ) и низким дефицитом водного насыщения (ДВН), при этом в условиях загрязнения у всех листовых видов и сосны наблюдалось увеличение ОСВ и снижение ДВН относительно контроля, а у лист-

венницы и ели достоверных изменений не выявлено. Интенсивность транспирации (ИТ) являлась параметром, наиболее подверженным воздействию промышленного загрязнения: наблюдалось значительное увеличение ИТ относительно контроля у сосны, лиственницы и дуба, у липы выявлено ее значительное и достоверное подавление, а у ели и березы достоверных изменений не выявлено. Показано нарушение суточной и вегетационной динамик ОСВ, ДВН и ИТ для всех лесообразователей [2, 18, 45]. Для клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и тополей дрожащего (*Populus tremula* L.), черного (*Populus nigra* L.) и бальзамического (*Populus balsamifera* L.) в условиях нефтехимического загрязнения показано, что листья исследованных древесных пород характеризовались высоким ОСВ и низким ДВН, причем характерной особенностью являлось то, что в условиях загрязнения ОСВ ниже, чем в условиях контроля, а ДВН выше. У всех видов в условиях загрязнения наблюдались усиление ИТ (незначительное у клена и тополей черного и бальзамического и значительное у тополя дрожащего) и нарушение суточного хода данного параметра [8, 44]. У ивы белой нефтехимическое загрязнение вызывало значительную перестройку адаптивных реакций в первой половине вегетационного периода: значительное и достоверное подавление ИТ в течение дня у молодых листьев в мае и значительную стимуляцию в июне. Во второй половине вегетации изменения ИТ в условиях загрязнения относительно контроля не значительные, и, как правило, не достоверные. Выявлено нарушение суточной и вегетационной динамик ИТ [4].

На отвалах «Кедровского» разреза угольной промышленности Кузбасса (приоритетными загрязнителями являются тяжелые металлы Cd, Pb, Zn, Mg, Ni на фоне недостатка воды в почве) у хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) выявлено незначительное повышение водоудерживающей способности относительно контроля (до 3–4%), снижение суточных потерь воды (до 5%) и значительное возрастание водного дефицита (до 20%). Показано, что в динамике вегетационного периода наиболее ярко эти тенденции проявляются в июле [47].

Увеличение интенсивности атмосферного загрязнения (контроль < густонаселенные районы с большим транспортным потоком < район сосредоточения промышленных предприятий) в условиях г. Красноярск значительно снижало водоудерживающую способность листьев березы повислой (*Betula pendula* Roth) относительно контроля. Для яблони лесной (*Malus sylvestris* Mill.) промышленное загрязнение также являлось фактором значительного снижения водоудерживающей способности, однако выбросы автотранспорта стимулировали ее возрастание относительно контроля. Черемуха Маака (*Padus maackii* Kom.) очень слабо реа-

гировала на оба вида загрязнения, однако характер реакций был сходен с яблоней. В течение вегетации указанные тенденции усиливались у всех исследованных видов, при этом черемуха выделена как более устойчивый вид по сравнению с яблоней и березой [37].

Обследование деревьев лагерстремии (*Lagerstroemia speciosa* L.), растущих вдоль обочины Национального шоссе в городе Дехрадун (Индия), показало, что листья характеризовались низкими скоростью ассимиляции углерода ($6,31 \mu\text{моль}/\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$), интенсивностью транспирации ($3,19 \text{мкмоль}/\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$), устьичной проводимостью ($0,13 \text{мкмоль}/\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$) и устьичным сопротивлением ($27,68 \text{с} \cdot \text{м}^{-1}$), но при этом на фоне утолщения листьев наблюдалась повышенная эффективность водопользования ($1,99 \mu\text{моль CO}_2/\text{моль}^{-1} \text{H}_2\text{O}$). Выявлено, что по сравнению с контрольными насаждениями в условиях интенсивного грузового трафика наблюдались снижение скорости ассимиляции углерода на 36,7%, интенсивности транспирации на 42,14%, устьичной проводимости на 66,85%, устьичной сопротивляемости на 212,2%. При этом выявлено утолщение листа на 40,54% и увеличение эффективности водопользования на 9,4%. Также обнаружено, что в условиях загрязнения повышались дефицит давления пара (на 63,18%) и концентрация пролина в тканях листьев (на 15,61%), которые считаются индикаторами стресса. Корреляционный анализ показал, что снижение скорости ассимиляции CO_2 линейно связано с увеличением толщины листьев ($R^2 = 0,94$), интенсивностью транспирации ($R^2 = 96$), устьичной проводимостью ($R^2 = 77$) и устьичным сопротивлением ($R^2 = 79$). Кроме того, устьичное сопротивление линейно связано с интенсивностью транспирации ($R^2 = 73$) и устьичной проводимостью ($R^2 = 99$). Таким образом, интенсивное движение транспорта в значительной степени нарушало физиологические функции деревьев [91].

Атмосферные загрязнители оказывают лишь незначительное воздействие на транспирацию шести видов городских деревьев (гинкго *Ginkgo biloba* L., каштан *Aesculus chinensis* Bunge, магнолия *Magnolia liliiflora* Desr., робиния *Robinia pseudoacacia* L., сосна *Pinus tabulaeformis* Carr., кедр *Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don) в Пекине (Китай). Вариационный анализ показал, что атмосферные осадки и концентрация NO в воздухе не оказывали существенного влияния на скорость транспирации этих древесных пород, а температура (воздуха, почвы и общая радиация), влажность (дефицит давления пара, относительная влажность воздуха и влажность почвы) и загрязнители (NO_2 , O_3 , SO_2 и $\text{PM}_{2,5}$ – твердые частицы размером менее 2,5 микрон) значительно влияли на транспирацию деревьев (как почасовую в течение суток, так и среднесуточную) на протяжении всего года. Атмосферное загрязнение, характеризуемое концентрациями отдельных загряз-

нителей, являлось лишь дополнительным незначительным фактором стресса в городской среде, а условия микроклимата, характеризующиеся параметрами влажности и температуры (как независимо, так и совместно), являлись определяющими факторами, регулирующими характер транспирации деревьев. Температура воздуха, температура почвы, общее излучение, дефицит давления пара и O_3 являлись наиболее существенными предикторами суточной интенсивности транспирации. Из всех атмосферных загрязнителей лишь O_3 оказывал значительное положительное воздействие на показатели транспирации всех деревьев, а SO_2 , NO , NO_2 и $PM_{2,5}$ практически на нее не влияли. Например, в дисперсионной модели транспирации каштана китайского из общей, составляющей 71,3%, дисперсии факторов, влияющих на транспирацию, 32,4% приходилось на температуру воздуха, почвы, общую радиацию, дефицит давления пара и O_3 (в сумме эти факторы объясняли 68% почасовых и 80% среднесуточных изменений транспирации), 17,9% – на загрязнители NO , NO_2 , SO_2 и $PM_{2,5}$, 12,3% – на относительную влажность воздуха, 8,7% – на влажность почвы и осадки. В то же время для сосны китайской показано, что в почасовой динамике ведущими факторами являлись фотосинтетически активное излучение и дефицит давления пара, в среднесуточной динамике – фотосинтетически активное излучение, температура воздуха и содержание воды в почве, а в сезонной и годовой динамике – содержание воды в почве, что свидетельствует о наличии вариабельности между ведущими факторами у изученных древесных видов [98–100].

Обзор публикаций, посвященных проблеме «снижают ли повышенные концентрации CO_2 повреждающие эффекты O_3 », показал, что на фоне повышенной концентрации CO_2 кратковременное повышение O_3 уменьшало фотосинтез, который в свою очередь снижал устьичную проводимость. Длительное воздействие O_3 приводило к тому, что реакции устьиц в ответ на внешние воздействия становились замедленными, а повышение концентрации CO_2 стимулировало быстрое закрытие устьиц. Снижение устьичной проводимости, а вместе с ней и снижение фотосинтеза не может продолжаться длительное время, потому что устьица реагируют на изменения окружающей среды медленнее, чем фотосинтез, а повышение CO_2 может изменять чувствительность устьичных клеток к другим сигналам. Кроме того, снижение устьичной плотности и устьичной проводимости в ответ на длительное увеличение CO_2 предполагает устойчивое снижение последней. Следовательно, повышенная концентрация CO_2 снижает повреждающие эффекты O_3 , уменьшая устьичную проводимость и, таким образом, потенциальный поток O_3 в листья [84].

Экспериментальная имитация стрессовых условий

Эксперименты с обработкой листьев бузины черной (*Sambucus nigra* L.) аэрозолями $NaNO_3$ выявили усиление интенсивности транспирации, особенно через устьица с маленькой апертурой, что привело к увеличению устьичной проводимости листа от 45 до 90%, при этом эффективность использования воды уменьшилась. Указывается на физическое объяснение результатов – поглощение и десорбция воды солевыми отложениями вследствие изменения толщины слоя под солевой пленкой. Микроскопические наблюдения циклического процесса конденсации и испарения воды на поверхности листа при изменении проводимости пограничного слоя показали, что гигроскопические частицы действуют как краткосрочные промежуточные места скопления, или как основные места испарения воды, проходящей через устьичные поры вдоль пленок соляного раствора. Таким образом, процессы водного транспорта управляются не только устьичной проводимостью и апертурой, но и гигроскопическими солями на поверхности листа [57].

Саженьцы сосны (*Pinus radiata* D. Don) последовательно подвергали сначала имитированному кислотному дождю (рН 3,0) в течение 1 месяца, а затем, через две недели, имитированной засухе (20 дней). Оценка водного обмена хвои показала, что кислотные дожди не влияли ни на водный потенциал хвои, ни на относительное содержание воды, но отмечалось заметное увеличение транспирации в сравнении с контролем. Последовавшая засуха оказала большое влияние на потенциал воды в хвое (уменьшение на 2,5 МПа), относительное содержание воды (уменьшение на 50%), проницаемость мембраны (увеличение на 340%) и скорость транспирации (увеличение на 25%) в сравнении с контролем. Следовательно, кислотные дожди, не оказывая значительного прямого воздействия, изменяют толерантность этого вида к засухе и повышают чувствительность к обезвоживанию [78].

Фумигация листьев клена серебристого (*Acer saccharinum* L.) раздельно Cd^{2+} (в концентрациях 0, 5, 10 и 20 ppm в течение 45 ч) и SO_2 (в концентрациях 0,1 и 2 ppm в течение 30 минут) показала, что чистый фотосинтез и транспирация значительно снижались в обоих случаях, а совместное воздействие токсикантов снижало их еще гораздо больше. Диффузионные сопротивления листьев к переносу диоксида углерода и водяного пара увеличивались с увеличением концентрации как Cd^{2+} , так и SO_2 . Листья, обработанные 5 ppm Cd^{2+} , показали повышенный чистый фотосинтез и транспирацию и уменьшенную устойчивость к потоку диоксида углерода и водяного пара [71].

Показано, что атмосферное загрязнение вызывает изменения в газообмене листьев и хвои древесных ра-

стений бука *Fagus sylvatica* L., тополя *Populus deltoides* X *Populus nigra*, ели *Picea sitchensis* (Bong.) Carrière и *Picea abies* L.: наблюдались как ингибирование, так и стимуляция устьичной проводимости, часто не связанные с влиянием газообразных загрязнителей. Так, имитация кислотного дождя с pH 2,8 вызывала временное увеличение устьичной проводимости листьев *P. deltoides* X *P. nigra*, а повышенные концентрации O₃ увеличивали их устьичную проводимость в течение всего дня. Первоначальное воздействие газообразных SO₂ и NO₂ часто приводило к открытию устьиц, но долгосрочное воздействие сопровождалось их закрытием. Таким образом, связь между устьичной реакцией и увеличением концентраций разных газообразных загрязнителей остается неясной [62].

С использованием камер для фумигации изучены смачиваемость листьев и потеря воды листьями двух видов тополя (*Populus nigra* L. и *P. euramericana* L. сорт Robusta) и псевдотсуги (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) при трех режимах O₃ (1; 13–41; 30–45 частей на миллион по объему). Воздействие O₃ уменьшало углы контакта капель с листьями и увеличивало потери воды и проводимость водяного пара. Это приводило к появлению внешних симптомов повреждения листьев, снижению фотосинтетической биомассы, образованию меньшего количества новых листьев, уменьшению размеров листьев и преждевременному их опаданию, причем данные ответные реакции в значительной степени видоспецифичны. Несмотря на то что *P. euramericana* всегда считался толерантным видом по отношению к O₃, в данном эксперименте наиболее сильные и устойчивые негативные последствия воздействия проявились именно на нем. Однако реакции в камерах для фумигации и в полевых условиях, безусловно, будут различаться [89].

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

Обзор влияния техногенеза на пигментный комплекс ассимиляционного аппарата древесных растений проведен по климатическим зонам в направлении с запада на восток. В первую очередь дан обзор Европейской зоны, начиная с Польши и в пределах Российской Федерации: Калининград-Арзамас-Барыш-Сыктывкар-Уфа-Красноярск-Иркутск. Второй пояс составляют зарубежные страны Азии (Иран-Индия-Южная Корея), островов Тихого Океана (Филиппины), а также Южная Африка. Отдельно рассмотрены работы, оценивающие индекс толерантности растений (Индия и Китай) и адаптивные реакции при имитации стрессовых условий.

Промышленные центры, городская среда, автотранспорт

Исследования каротиноидов в однолетней хвое *Pinus sylvestris* L. в 2 км от производства фосфорных удобрений в Лубоне (Польша) показали, что под воздействием промышленного загрязнения при сравнении с контрольными условиями значительно уменьшались концентрации неоксантина и виолаксантина, но значительно увеличивались концентрации лютеина и β-каротина. При этом нарушались естественные пропорции между каротиноидами: ряд возрастания каротиноидов в контроле «неоксантин > β-каротин > виолаксантин > лютеин» трансформировался в ряд возрастания в загрязненных условиях «лютеин > β-каротин > неоксантин > виолаксантин». В целом среди изученных пигментов преобладал β-каротин, что являлось результатом глубокого окисления (превращение зеаксантина в виолаксантин) и свидетельствовало о повреждении фотосистемы под воздействием промышленного загрязнения и о работе механизмов защиты фотосистем [75].

Промышленное загрязнение в Паневнике (индустриальная зона возле г. Катовице, Польша) в хвое текущего года генерации вызывало снижение содержания хлорофилльных пигментов у сосен *Pinus strabus* L. и *P. nigra* Arnd., но незначительное увеличение у *P. sylvestris* L. и псевдотсуги *Pseudotsuga menziesii* Franco. При этом у всех четырех видов наблюдалось значительное возрастание содержания феофитина. В то же время в хвое второго года генерации всех четырех видов все исследованные пигменты показали рост относительно контроля, но в разной степени интенсивности [64].

Загрязнение воздушного бассейна города Калининграда приводит к значительному увеличению уровня зеленых пигментов, каротиноидов и антоциановых пигментов у деревьев рябины (*Sorbus aucuparia* L.), липы (*Tilia cordata* Mill.), клена (*Acer platanoides* L.) и ели (*Picea pungens* Engelm.). У всех видов выявлена прямая корреляционная зависимость между количеством зеленых пигментов и аскорбиновой кислотой и обратная корреляция между содержанием хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов. Устойчивость древесных пород к загрязнению воздушной среды снижалась в ряду: ель→клен→липа→рябина [27].

Оценка физиологических показателей листьев липы *Tilia cordata* Mill., тополя *Populus tremula* L., ив *Salix fragilis* L., *Salix alba* L. из разных городских районов Арзамаса (промышленный город Нижегородской области) показала, что увеличение техногенной нагрузки привело к снижению концентрации всех фотосинтетических пигментов, наиболее сильно Хл *a*, но в то же время привело к увеличению концентрации каротиноидов, наиболее значительно в листьях липы, ивы

ломкой и, в меньшей степени, ивы белой, что свидетельствует об увеличении защитной роли этого пигмента. Кроме того, в листьях этих трех деревьев было установлено повышенное соотношение «Хл *a* / Хл *b*», характерное для устойчивых видов растений, что является признаком более высокой потенциальной фотохимической активности листьев и скорости фотосинтеза [88].

Показано не только влияние городского автотранспорта г. Барыш на снижение содержания пигментов у березы (*Betula pendula* Roth) относительно контроля, но и равноценное угнетающее действие ксилотрофных грибов 1 и 2 стадий развития (чага 1 и чага 2): Хл *a* уменьшается в ряду: загрязнение > чага 1 > чага 2; Хл *b* в ряду: чага 1 > чага 2 > загрязнение; Каротиноиды в ряду: чага 2 > загрязнение > чага 1; «Хл *a* / Хл *b*» в ряду: загрязнение > чага 2 > чага 1; «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» в ряду чага 1 > чага 2 > загрязнение. Таким образом Хл *a* и каротиноиды сильнее подавлялись грибами, чем загрязнением от автотранспорта, на Хл *b* большее влияние оказывало загрязнение, чем грибы, но на сумму хлорофиллов загрязнение оказывало большее воздействие, чем грибы [5].

В условиях длительного неповреждающего воздействия промышленных выбросов Сыктывкарского лесопромышленного комплекса показан при сравнении с контролем рост содержания хлорофиллов у сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea obovata* Ledeb.) (в 1,2–1,3 раза), однако в отношении каротиноидов эти виды различались: у сосны содержание этих пигментов увеличивалось, а у ели уменьшалось. Соотношение «Хл *a* / Хл *b*» в условиях загрязнения возрастало у обоих видов, в то время как соотношение «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» у сосны уменьшалось, а у ели, напротив, росло. Через 14 лет при значительном снижении объемов выбросов различия между загрязнением и контролем по всем показателям фактически исчезли и стали недостоверными. Сделан вывод о стабильности пигментного комплекса ели в условиях загрязнения, у сосны он более чувствителен [41–42].

В условиях нефтехимического загрязнения Уфимского промышленного центра показаны видоспецифические реакции пигментного комплекса основных лесобразователей: увеличение содержания всех пигментов у березы повислой (*Betula pendula* Roth); уменьшение содержания всех пигментов у лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.); увеличение содержания хлорофиллов и уменьшение содержания каротиноидов у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill); уменьшение содержания хлорофиллов и увеличение содержания каротиноидов у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). У лиственных видов в течение вегетации происходило снижение содержания всех пигментов, в то время как у

хвойных наблюдалось снижение их содержания до июля и существенное увеличение к концу вегетации. Хвоя сосны, ели, лиственницы и листья дуба и березы характеризовались стабильностью пигментного состава по соотношению «Хл *a* / Хл *b*» на протяжении всего вегетационного периода, а у липы в условиях загрязнения резко возрастала доля хлорофилла *a* в составе фотосинтезирующих пигментов. Соотношение «Хл *a* + Хл *b* / Каротиноиды» показало, что у хвойных видов увеличивалась доля хлорофиллов *a* и *b* на фоне уменьшения доли каротиноидов, а у лиственных лесобразователей, напротив, увеличивалась доля каротиноидов на фоне уменьшения долей хлорофиллов *a* и *b*. Несмотря на значительную фотосинтетическую активность лиственницы и липы, превышающую таковую у сосны, ели, дуба и березы, их пигментный комплекс более чувствителен к промышленному загрязнению [43, 97]. У клена остролистного в условиях нефтехимического загрязнения наблюдалось снижение концентрации хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов, причем наиболее чувствительными к загрязнению являлись хлорофилл *b* и каротиноиды [8], а реакция пигментов ивы белой зависела от периода вегетации: до середины вегетации при усилении загрязнения наблюдались незначительные и недостоверные уменьшения содержания хлорофилла *a*, увеличение содержания хлорофилла *b* и значительное и достоверное компенсаторное увеличение содержания каротиноидов; в середине вегетации происходил резкий скачок увеличения содержания всех пигментов; в конце вегетации концентрация всех пигментов снижалась в ответ на усиление загрязнения [3].

Исследования содержания пигментов в хвое ели (*Picea obovata* Ledeb.) вдоль городских магистралей г. Красноярска показали их существенное и достоверное снижение относительно контроля: Хл *a* хвои второго года жизни в 2,3–3 раза, третьего года жизни в 1,6–1,7 раза; Хл *b* хвои второго года жизни в 2,6–3,5 раза, третьего года жизни в 3–3,2 раза; каротиноидов хвои второго года жизни в 2,8–3,6 раза, третьего года жизни в 1,4–1,6 раза. При этом соотношение пигментов «Хл *a* / Хл *b*» в хвое второго и третьего годов жизни в условиях техногенной среды были выше контрольных значений, что свидетельствовало о том, что изменения в пигментном комплексе происходили главным образом за счет снижения содержания Хл *b*. По степени наибольшего подавления пигменты располагались в ряду: Хл *a* < Хл *b* < Каротиноиды [16].

Выбросы Иркутско-Черемховского промышленного центра, обусловленные предприятиями теплоэнергетики, металлургии, химической и нефтехимической промышленности, привели к уменьшению содержания Хл *a*, Хл *b*, каротиноидов, доли хлорофиллов в светособирающем комплексе, максимальной флуоресценции хлорофилла и соотношения переменной

к максимальной флуоресценции хлорофилла в хвое сосны (*Pinus sylvestris* L.) по сравнению с контролем. В то же время соотношения «Хл *a* / Хл *b*» и «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» росли по сравнению с фоновыми значениями, в первом случае за счет снижения уровня Хл *b*, во втором случае – за счет снижения уровня каротиноидов. Выявлены средние, сильные и очень сильные обратные корреляционные связи между содержанием в хвое S, F, Hg, Pb, Cd, Fe, Al и уровнем пигментов ($r = \text{от } -0,51 \text{ до } -0,95$) [79].

Высокие уровни промышленного загрязнения, вызванные нефтехимическими заводами в промышленном районе города Махшахр на юге Ирана, привели к повреждению лесов каллистемона *Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels (10–15-летние деревья). В загрязненных областях при значительном уменьшении морфологических параметров листа наблюдались более высокие концентрации хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов по сравнению с деревьями в незагрязненных областях [90].

Значительный блок исследований посвящен оценке влияния автотранспорта и загрязнения в условиях городской среды на пигментный комплекс древесных растений в Индии. В Самбалпуре (штат Орисса) проведено исследование сезонных изменений в накоплении пыли на листьях и содержания пигментов в листьях шести видов растений вблизи автострады и двух рисовых заводов. Уменьшение осаждения пыли обнаружено в ряду табернемонтана *Tabernaemontana divaricata* R.Br. ex Roem. & Schult. > ипомея *Ipomea carnea* Jacq. > понгамия *Pongamia pinnata* (L.) Panigrahi > фикус *Ficus religiosa* L. > *F. benghalensis* L. > квисквалис *Quisqualis indica* L. У всех изученных видов показана значительная корреляция между сезонным увеличением пылевой нагрузки (сезон дождей < лето < зима) и уменьшением содержания пигментов. При этом Хл *a* у данных видов во все сезоны как минимум вдвое превышал содержание как Хл *b*, так и каротиноидов, которые всегда находились приблизительно на одинаковом уровне [86].

Аналогичные исследования проведены для деревьев фикуса *Ficus religiosa* L., *F. bengalensis* L., манго *Mangifera indica* L., дальбергии *Dalbergia sissoo* Roxb., гуайявы *Psidium guajava* L. и дендрокаламуса *Dendrocalamus strictus* (Roxb.) Nees вдоль центральной городской дороги с высокой плотностью движения в г. Варанаси. Все виды характеризовались максимальным осаждением пыли в зимний сезон, за которым по мере уменьшения осаждения следовали летний и дождливый сезоны. Содержание хлорофилла уменьшалось, а содержание аскорбиновой кислоты увеличивалось с увеличением осаждения пыли. Показаны очень сильные корреляции между осаждением пыли и содержанием хлорофилла (отрицательная) и аскор-

биновой кислоты (положительная) [85]. Совокупное и индивидуальное воздействие основных загрязнителей воздуха на тринадцать видов тропических деревьев в течение шести сезонов на протяжении двух лет в трех различных городских районах (транспортных, промышленных и жилых) г. Варанаси показало, что на содержание Хл *a* и Хл *b*, общего хлорофилла и каротиноидов у большинства видов растений значительное влияние оказали расположения точек взятия пробы и сезон. Были зарегистрированы различные вариации во всех функциональных характеристиках листьев с увеличением нагрузки загрязнения: Хл *a* – восемь видов растений показали значительное увеличение на 20–92%, а пять – значительное снижение на 17–73%; Хл *b* – девять видов растений показали значительное увеличение на 16–82%, а четыре – значительное снижение на 22–44%; «Хл *a* + Хл *b*» – восемь видов растений показали значительное увеличение на 19–85%, а пять – значительное снижение на 17–50%; каротиноиды – девять видов растений показали значительное увеличение на 15–36%, а четыре – значительное снижение на 8–39%; в соотношении «Хл *a* / Хл *b*» – восемь видов растений показали значительное приращение на 15–77%, а пять – значительное снижение на 18–72%; в соотношении «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» девять видов растений показали значительные приращения на 26–95%, а четыре – значительное снижение на 6–37%. Сделан вывод, что тенденция к снижению соотношения «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» являлась явным свидетельством раннего стресса у растений. Среди загрязнителей главными факторами стресса являлись взвешенные твердые частицы и O_3 , вызывающие 47 и 33% изменчивости функциональных характеристик листьев [82].

Оценено содержание пигментов в растениях, растущих в загрязненной воде реки Митхи (г. Мумбаи). До 80% городских отходов оказывается в ее водах, причем по мере впадения притоков в реку уровень загрязнения повышается вплоть до выхода в море, на основании чего выделены 4 загрязненных участка и контроль. Несмотря на сильное варьирование содержания пигментов в листьях исследованных видов показано, что в контроле их содержание в целом выше, чем в загрязненных участках. Полученные данные позволили выделить виды индикаторы (клещевина *Ricinus communis* L., альтернантера *Alternanthera paronchiodes* A.St.-Hil., фикус *Ficus hispida* L.f.), у которых содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов значительно снижалось по мере усиления загрязнения реки, толерантные виды (авиценния *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh., сида *Sida acuta* Burm.f.), у которых при усилении загрязнения возрастала концентрация пигментов, и виды (тамаринд *Tamarindus indica* L., сальвадора *Salvadora persica* L., фикус *Ficus raecemosa* L.), не проявлявшие четких тенденций в ответ на загрязнение [81].

Оценка фотосинтеза и антиоксидантной ферментативной активности у деревьев *Platanus occidentalis* L., растущих на сильно загрязненных улицах Сеула (Южная Корея), и у деревьев *Erythrina orientalis* Murr., растущих в городах с высоким уровнем загрязнения воздуха Макати и Кезоне (Филиппины), показали, что загрязнение SO₂, NO₂ и взвешенными веществами значительно снижали интенсивность фотосинтеза по сравнению с контрольными участками, но при этом значительно повышали активность антиоксидантных ферментов – аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы, что являлось компенсаторным механизмом для минимизации ущерба от стресса [101, 102].

Оценены листья дерева брахилена (*Brachylaena discolor* DC.) в качестве биоиндикатора загрязнения диоксидом серы в промышленном районе Южного Дурбанского бассейна в Южной Африке. Показано увеличение относительного содержания хлорофилла на загрязненных участках по сравнению с контролем, причем этот показатель значительно коррелировал с сезонным изменением концентраций SO₂ в приземном слое воздуха и в листьях [56].

Индекс толерантности

Интересный блок составляет серия исследований по оценке «Индекса толерантности» различных древесных и кустарниковых видов по отношению к разным типам загрязнения. Анализ литературных данных разных стран по индексу толерантности (одним из составляющих индекса является содержание общего хлорофилла) показал, что по степени снижения индекса у различных видов растений в ответ на промышленное загрязнение образуется ряд: Китай > Индия > Индонезия > Венгрия > Нигерия > Иран [80].

Выбросы кремниевого комбината в Курнуле (Андхра-Прадеш, Индия) стимулировали увеличение индекса толерантности листьев каяна *Cajanus cajan* (L.) по сравнению с контролем на 13,14%, и значительное увеличение содержания общего хлорофилла на 42,02% [76]. Аналогичные результаты выявлены в районе газового завода Оторогун (штат Дельта, Нигерия), где показано значительное увеличение (в 2–4 раза) содержания общего хлорофилла и индекса толерантности (от 2 до 45%) при сравнении с контролем у шести видов растений, имеющих следующий порядок толерантности: эмилия *Emilia sonchifolia* (L.) DC. ex Wight (1,49%) > маниок *Manihot esculenta* Crantz (2,19%) > масличная пальма *Elaeis guineensis* Jacq. (2,41%) > императа *Imperata cylindrica* (L.) P. Beauv. (25,56%) > хромолена *Eupatorium odoratum* L. (35,17%) > гуаява *Psidium guajava* L. (45,11%). Однако процент возрастания содержания общего хлорофилла исследованных видов не соотносился с процентом возрастания их индекса толерантности [55].

Такие же выводы были получены в исследованиях вокруг нефтеразведочной станции Эрхойке-Кокори того же штата Дельта. Здесь выявлен следующий порядок толерантности: *Mangifera indica* L. > *Eupatorium odoratum* L. > *Imperata cylindrica* (L.) P. Beauv. > *Manihot esculenta* Crantz > *Terminalia catappa* L. > *Anacardium occidentale* L. > *Bambusa bambos* (L.) Voss > *Musa paradisiaca* L. > *Elaeis guineensis* Jacq. > *Psidium guajava* L. [54].

Для оценки загрязнения на городских улицах Дехрадун (Индия) с умеренной, сильной и тяжелой нагрузками отобраны на основе индекса толерантности виды, чувствительные к загрязнению воздуха: кассия *Cassia fistula* L. (7,56) < манго *Mangifera indica* L. (8,10) < эвкалипт *Eucalyptus hybrid* (8,69). У всех видов показано резкое и значительное уменьшение содержания общего хлорофилла в условиях загрязнения относительно контроля и восстановление по мере уменьшения уровня загрязнения [96]. Аналогичные результаты представлены для 24 видов деревьев, произрастающих в промышленном районе Висахапатнама, характеризующемся выбросами тяжелой промышленности [70], для 14 видов деревьев и 6 видов кустарников, произрастающих на территории Руркельского металлургического завода [59], для древесных и кустарниковых растений, произрастающих в районе металлургических и химических заводов промышленного центра Калунга [93], для растительности, подверженной выбросам золы от Бадарпурской ТЭЦ [87] и выбросам взвешенных и органических веществ при производстве сахара [94]. Во всех описанных случаях показано, что в листьях происходит снижение содержания хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов, либо общего хлорофилла, значительное для одних видов и не столь значимое для других, наибольшее зимой и наименьшее в сезон дождей, и указывается, что индекс толерантности не в полной мере отражает чувствительность пигментного комплекса к уровню загрязнения, и прямая зависимость между этими параметрами отсутствует.

Исследованы деревья полиулия *Polyalthia longifolia* (Sonner) Thw., алыстония *Alstonia scholaris* R. Br., манго *Mangifera indica* L. и кустарники клеродендрон *Clerodendron infortunatum* L., хромолена *Eupatorium odoratum* L., хиптис *Hyptis suaveolens* (L.) Poit., растущие на 75-километровом участке вдоль Национального шоссе 47 (Индия). У этих видов наибольшие индексы толерантности наблюдались в муссон (июль), наименьшие – зимой (ноябрь) и летом (март), а наибольшее содержание общего хлорофилла – в муссон и зимой. При этом вдоль шоссе наблюдалось значительное уменьшение содержания общего хлорофилла относительно контроля во все исследованные сезоны [67].

Вдоль национальной автомагистрали № 58 в г. Харидвар (Индия) показано значительное снижение хло-

рофиллов *a* и *b*, общего хлорофилла и каротиноидов по сравнению с контролем у шести видов деревьев, ранжированных по уровню снижения пигментов: маллотус *Mallotus philippinensis* Muell-Arg (17,8%) < тик *Tectona grandis* Linn.f. (23,3%) < саль *Shorea robusta* Gaertn.f. (25,8%) < эвкалипт *Eucalyptus citriodora* Hook. Syn. (43,0%) < манго *Mangifera indica* L. (43,8%) < индийский вяз *Holoptelea integrifolia* (Roxb.) Planch (48,7%). При этом ранжирование по индексу толерантности представляло противоположную картину: *M. indica* (6,76) < *E. citriodora* (7,32) < *T. grandis* (7,4) < *S. robusta* (9,02) [65, 66].

Оценка индекса толерантности у двадцати трех видов растений, произрастающих возле Пекинского металлургического завода (Китай), показала вариабельность между параметрами, используемыми для его вычисления, связанную с изменениями температуры и влажности воздуха, водного статуса растения и периода вегетации. Единых тенденций как в пределах деревьев и в пределах кустарников, так и между деревьями и кустарниками не обнаружено. У большинства изученных видов изменение содержания общего хлорофилла в течение вегетационного периода четко соотносилось с адекватным изменением индекса толерантности, однако у 3 из 9 деревьев и у 2 из 6 кустарников изменение этих показателей характеризовалось разнонаправленностью. Так, у деревьев айланты *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, брусонетии *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent. и робинии *Robinia pseudoacacia* L. снижение содержания общего хлорофилла на 25,8, 54,8 и 2,1% сопровождалось увеличением индекса толерантности на 24,5, 77,3 и 55,2% соответственно. В то же время *B. papyrifera* классифицирована как чувствительный вид в июле, но толерантный в остальные месяцы вегетации. Отмечается, что кустарники в целом более толерантны к загрязнению воздуха, чем деревья [72].

Экспериментальная имитация стрессовых условий

Проведена имитация стресса, вызываемого SO_2 , с использованием камеры фумигации с SO_2 в концентрациях 0–25–50–100–200 mg/m^3 среди трех видов кустарников. Через 72 часа воздействия уменьшилось содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов относительно контроля во всех вариантах опыта. На основании газообменных характеристик и реакции флуоресценции хлорофилла показан ряд снижения устойчивости растений к SO_2 : бересклет *Euonymus kiautschovicus* Loes. > бирючина *Ligustrum vicaryi* L. > сирень *Syringa oblata* Lindl. [61].

Тропические деревья, фумигированные O_3 в концентрациях 40, 80 и 120 частей на миллион по объему, показали значительное снижение общего содержания

хлорофилла и чистого фотосинтеза, что говорит об их относительно высокой чувствительности к этому загрязнению. Сокращение содержания общего хлорофилла колебалось от 12 до 36% у баухинии *Bauhinia variegata* L., 11–35% у фикуса *Ficus religiosa* L. и 3–26% у понгамии *Pongamia pinnata* (L.) Pierre. Чистый фотосинтез был также уменьшен на 6–26% у *B. variegata*, 16–39% у *F. religiosa* и 7–31% у *P. pinnata* [58].

Исследования на четырех древесных видах, применяемых для озеленения в Китае (айлант *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, ясень *Fraxinus chinensis* Roxb., платан *Platanus orientalis* L., робиния *Robinia pseudoacacia* L.), путем фумигации O_3 в камерах показали, что у всех видов при появлении видимых повреждений, микроскопических изменений (коллапс палисадных паренхимных клеток, накопление каллозы, ускоренное старение хлоропластов и митохондрий) наблюдалось снижение ассимиляции CO_2 , активности рибулозобисфосфаткарбоксилазы, скорости переноса электронов и флуоресценции (квантовый выход нециклического переноса электронов и гашение фотохимической эффективности ФСII), а также повышение общей антиоксидантной емкости, содержания фенолов и аскорбатов. Существенного взаимодействия между фотосинтезирующими и антиоксидантными системами при фумигации O_3 не обнаружено, что говорит об индивидуальной чувствительности данных параметров [63].

Заключение

Многие исследования указывают на проявление специфических адаптивных реакций как в отношении водного обмена ассимиляционного аппарата древесных растений в условиях техногенеза (табл. 1, строка 1), так и в отношении пигментного комплекса (табл. 1, строка 5), но в то же время независимо от древесного вида и типа промышленного загрязнения могут наблюдаться как неспецифические, так и нейтральные адаптивные реакции.

Особый интерес вызывают публикации, в которых показана относительная независимость физиологических адаптивных реакций в пределах одного органа, когда в листьях и хвое одновременно наблюдаются разнонаправленные специфические, неспецифические и нейтральные реакции, несмотря на единство и целостность этих органов (табл. 1, строки 2–4, 6, 8). Следует отметить, что, в отличие от исследований, проведенных в полевых условиях, опыты с искусственной имитацией стрессовых условий всегда дают «чистые» результаты, показывая либо специфические [58, 63, 71], либо неспецифические [57, 62, 89], либо нейтральные [78] адаптивные реакции физиологических параметров. Кроме того, как и в случае с морфологией ассимиляционных органов, обращает на себя внимание отсутствие одновременного проявления не-

Распределение публикаций, использованных в обзоре, по встречаемости в результатах исследований специфических, неспецифических и нейтральных адаптивных реакций физиологических параметров ассимиляционных органов в ответ на техногенное загрязнение

№ строки	Неспецифические реакции	Специфические реакции	Нейтральные реакции
<i>Водный обмен</i>			
1	[8, 44, 57, 62, 89]	[45, 71, 74, 91]	[78]
2	[18, 46, 47, 68]		
3		[98–100]	
4	[2, 4, 6, 7, 32, 37, 92]		
<i>Пигментный комплекс</i>			
5	[8, 27, 41, 54–56, 76]	[5, 58, 63, 67, 75, 85, 101, 102]	
6	[3, 16, 42, 59, 61, 64–66, 70, 72, 79, 82, 86–88, 90, 93, 94, 96]		
7			
8	[43, 81, 97]		

специфических и нейтральных адаптивных реакций, одновременно проявляются только специфические и нейтральные реакции, что в свою очередь может характеризовать повышенный адаптивный потенциал древесных видов к техногенезу.

В основе такого многообразия адаптивных реакций лежит принцип множественного обеспечения биологически необходимых функций для сохранения гомеостаза, когда 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.

Обзор показывает, что на сегодняшний день широкое распространение получила методика вычисления «индекса толерантности» видов к промышленному загрязнению. Однако анализ публикаций, использующих его для оценки устойчивости растений к загрязнению, показывает значительную противоречивость получаемых данных как при сравнении с результатами других авторов, так и в пределах собственных исследований. Например, индексы толерантности одного и того же растения в пределах одного региона с одним типом загрязнения у разных авторов могут меняться на противоположные, а в других случаях по отношению к одному и тому же источнику загрязнения показывать значительные перепады по мере приближения от контроля к источнику, что не дает возможности установить четкую тенденцию [54, 55, 59,

65–67, 70, 72, 76, 87, 94, 96]. Следовательно, несмотря на высокую чувствительность физиологических параметров к промышленному загрязнению, изменение их количественных характеристик в значительной степени зависит от адаптивного потенциала растения как к уровню, так и к типу загрязнения.

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. Алексеев АМ. Водный режим растений и влияние на него засухи. Казань: Татгосиздат; 1948.
2. Аминова КЗ, Уразгильдин РВ, Кулагин АЮ, Денисова АВ. Вегетационная динамика водного обмена хвои ели сибирской, сосны обыкновенной, лиственницы Сукачева в условиях техногенного загрязнения Предуралья. Карельск науч журн. 2016;5(1):81-6.
3. Ахмадуллин РШ. Эколого-биологическая характеристика ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях Уфимского промышленного центра (диссертация). Оренбург: ГОУ ВПО ОГПУ; 2014.
4. Ахмадуллин РШ, Зайцев ГА. Особенности транспирации листьев ивы белой в условиях нефтехимического загрязнения. Изв Саратов ун-та сер хим биол экол. 2013;13(2):53-6.
5. Баландайкин МЭ. Динамика и различия в концентрации основных фотосинтетических пигментов листьев березы, произрастающей в неоднородных условиях. Химия растительного сырья. 2014;(1):159-64.
6. Бухарина ИЛ, Двоглазова АА. Биоэкологические особенности травянистых и древесных растений в городских насаждениях. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет»; 2010.
7. Бухарина ИЛ, Поварницина ТМ, Ведерников КЕ. Экологобиологические особенности древесных растений в урбанизированной среде. Ижевск: ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА; 2007.
8. Васильева КА. Эколого-биологические особенности клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в условиях техногенного загрязнения (диссертация). Уфа: ИБ УНЦ РАН; 2011.
9. Васфилов СП. Возможные пути негативного влияния кислых газов на растения. Журн общ биол. 2003;64(2):146-59.
10. Веретенников АВ. Фотосинтез древесных растений. Воронеж: Воронежский государственный университет; 1980.
11. Гамалей ЮВ, Куликов ГВ. Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука; 1978.
12. Гетко НВ. Растения в техногенной среде: Структура и функция ассимиляционного аппарата. Минск: Наука и техника; 1989.
13. Горышина ТК, Заботина ТН, Пружина ЕГ. Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. Экология. 1975;(5):15-22.
14. Гусев НА. Взаимозависимость некоторых показателей водного режима растений и влияние на нее условий внешней среды. В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью: Сборник научных статей. М.: Изд-во АН СССР; 1963. с. 43-9.
15. Дашкевич АП. Водный режим [древесных] растений в условиях промышленного загрязнения рудного Алтая. В кн.: Тезисы докладов всесоюзного совещания «Актуальные задачи физиологии и биохимии растений в ботанических садах СССР». Пущино: ГБС АН СССР; 1984. с. 52.
16. 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.
17. Закман ЛМ. Сезонные изменения содержания пигментов пластид в листьях местных и интродуцированных растений за Полярным кругом. Бот журн. 1969;54(8):1142-57.
18. Зиятдинова КЗ, Уразгильдин РВ, Денисова АВ. Водный обмен листьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях техногенного загрязнения окружающей среды. Вестн Челябинск гос ун-та. 2013;(7) Выпуск 2:181-4.
19. Иванченко ВМ, Легенченко БИ, Кручинина СС. Водный режим и энергетический обмен растений в связи с их гомеостазом. В кн.: Водный режим растений в связи с различными экологическими условиями. Казань: Издательство Казанского университета; 1978. с. 236-44.
20. Илькун ГМ. Газоустойчивость растений. Киев: Наукова думка; 1971.
21. Илькун ГМ. Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наукова думка; 1978.
22. Кайбияйнен ЛК. Макроскопические характеристики и статистические закономерности в водном обмене соснового ценоза. В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР; 1989. с. 50-1.
23. Костюченко РН. Особенности суточной и сезонной транспирации некоторых представителей рода *Salix*. В кн.: Материалы международной научно-практической конференции «Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты». Томск: Издательство STT; 2005. с. 19.
24. Крамер ПД, Козловский ТТ. Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность; 1983.
25. Кулагин ЮЗ. Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука; 1974.
26. Лихолат ЮВ, Мыщик ЛП. Оценка жизнедеятельности растений древесных группировок

- в условиях Индустриального Приднепровья с помощью показателей водного режима. В кн.: Материалы международной научной конференции «Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы», Т. 1. М.: МГУЛ; 1996. с. 70-1.
27. Майдебурга ИС. Влияние загрязнения воздушного бассейна города Калининграда на анатомо-морфологические особенности и биохимические показатели древесных растений (диссертация). Калининград: РГУ им. И.Канта; 2006.
 28. Мацков ФФ. Распознавание живых, мертвых и поврежденных хлорофиллоносных тканей растений по реакции образования феофитина при оценке устойчивости к экстремальным воздействиям. В кн.: Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос; 1976. с. 54-60.
 29. Мокроносов АТ. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. В кн.: 42-е Тимирязевские чтения. М.: Наука; 1983.
 30. Неверова ОА. Некоторые особенности физиолого-биохимического и анатомического строения ассимиляционного аппарата березы бородавчатой в условиях техногенного загрязнения г. Кемерово. В кн.: Тезисы докладов Всероссийской научно-практической конференции «Экологические и метеорологические проблемы больших городов и промышленных зон». СПб.: Изд-во РГГМУ; 1999. с. 98-100.
 31. Николаевский ВС. Экологическая оценка загрязнения среды и состояния наземных экосистем методами фитоиндикации. М.: МГУЛ; 1998.
 32. Сенькина СН. Показатели водообмена хвои *Picea obovata* (Pinaceae) в условиях аэротехногенного загрязнения (Республика Коми). Растительные ресурсы. 2017;53(2):255-64.
 33. Сергейчик СА. Устойчивость древесных растений в техногенной среде. Минск: Наука и техника; 1994.
 34. Сидорович ЕА, Гетко НВ. Устойчивость интродуцированных растений к газообразным соединениям серы в условиях Белоруссии. Минск: Наука и техника; 1979.
 35. Силаева АМ. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев: Наукова думка; 1978.
 36. Ситникова АС. Влияние промышленных загрязнений на устойчивость растений. Алмата: Наука; 1990.
 37. Сунцова ЛН, Иншаков ЕМ, Козик ЕВ. Оценка состояния городской среды методом фитоиндикации (на примере г. Красноярск). Лесной журн. 2011;(4):29-32.
 38. Сулова ВВ, Николаевский ВС. Влияние кислых газов на пигментный состав листьев древесных и газонных растений. Уч записки Пермского ун-та. 1971;256:93-132.
 39. Тарабрин ВП. Водный режим и устойчивость древесных растений к промышленным загрязнениям. В кн.: Газоустойчивость растений: Сборник статей. Новосибирск: Наука; 1980. с. 18-29.
 40. Тарабрин ВП. Физиолого-биохимические механизмы взаимодействия загрязнений и растений. В кн.: Растения и промышленная среда. Днепропетровск: Днепропетровский гос ун-т; 1990. с. 64-71.
 41. Тужилкина ВВ. Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение. Экология. 2009;(4):243-8.
 42. Тужилкина ВВ, Плюснина СН. Комплексная оценка состояния хвои *Piceae obovata* (Pinaceae) в условиях аэротехногенного загрязнения. Растительные ресурсы. 2014;50(4):579-86.
 43. Уразгильдин РВ, Аминова КЗ, Зайцев ГА, Кулагин АЮ, Яшин ДА. Сравнительная характеристика формирования пигментного комплекса дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях промышленного загрязнения. Карельский науч журн. 2016;5(1):90-4.
 44. Уразгильдин РВ, Кужлева НГ. Водный режим листьев тополей в условиях промышленного загрязнения. В кн.: Сборник докладов научно-практической конференции «Лесное образование, наука и хозяйство», посвященной 125-летию Уфимского лесхозтехникума. Уфа: РИО РУНМЦ МО РБ; 2003. с. 174-88.
 45. Уразгильдин РВ, Сейдафаров РА. Водный режим листьев липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в условиях промышленного загрязнения окружающей среды. Вестн Оренбургского гос ун-та. 2007;75:369-72.
 46. Хмелевская ИА. Эколого-физиологические исследования древесных пород в г. Пскове. Вестн Псковского гос педагогич ун-та Сер Естеств физ-мат науки. 2008;6:37-57.
 47. Цандекова ОЛ, Колмогорова ЕЮ. Особенности адаптационных перестроек хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях породного отвала угольного разреза «Кедровский». Вест Оренбургского гос ун-та. 2016;(6):81-5.
 48. Чернышенко ОВ. Древесные растения в экстремальных условиях города. В кн.: Экология, мониторинг и рациональное природопользование: научные труды. Вып. 307(1). М.: МГУЛ; 2001. с. 140-6.

49. Шлык АА. Развитие исследований метаболической гетерогенности фотосинтетических мембран. В кн.: Биосинтез и состояние хлорофиллов в растениях. Минск: Наука и техника; 1975. с. 104-60.
50. Шлык АА, Вальтер Г, Аверина НГ, Савченко ГЕ. Влияние кинетина на накопление и активность протохлорофиллида в зеленых и постэтиолированных листьях пшеницы. ДАН СССР. 1970;193(6):1429-32.
51. Шульгин ИА, Ходоренко ЛА. Формирование оптического аппарата зеленого листа в связи с энергетической адаптацией и солнечной радиацией. Науч докл высшей школы. 1969;(5):87-92.
52. Экологические проблемы урбанизированных территорий. Иркутск: Институт географии СО РАН; 1998.
53. Якушев БИ. Роль транспирации в газообмене листа. ДАН БССР. 1974;18(4):373-5.
8. Vasilyeva KA. [Ecological and biological features of maple (*Acer platanoides* L.) under conditions of technogenic contamination (dissertation)]. Ufa: IB UNTS RAN; 2011. (In Russ.)
9. Vasilov SP. [Possible ways of the negative influence of acid gases on plants]. Zhurnal Obshchey Biologii. 2003;64(2):146-59. (In Russ.)
10. Veretennikov AV. Fotosintez Drevesnykh Rasteniy. [Photosynthesis of Woody Plants]. Voronezh: Voronezhskiy Gosudarstvennyi Universitet; 1980. (In Russ.)
11. Gamaley YuV, Kulikov GV. Razvitiye Khlorenkhimiy Lista. [Development of Leaf Chlorenchyma]. Leningrad: Nauka; 1978. (In Russ.)
12. 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.)

Общий список литературы/Reference List

1. Alekseyev AM. Vodnyi Rezhim Rasteniy i Vliyaniye Zasukhi na Nego. [The Water Regimen of Plants and the Effect of Drought on It]. Kazan: Tatgosizdat; 1948. (In Russ.)
2. Amineva KZ, Urazgildin RV, Kulagin AYU, Denisova AV. [Vegetation dynamics of water exchange of spruce, pine, and larch under anthropogenic pollution in cis-Urals]. Karelskiy Nauchnyy Zhurnal. 2016;5(1):81-6. (In Russ.)
3. Akhmadullin RSh. [Ecological and biological characteristics of willow (*Salix alba* L.) under conditions of Ufa Industrial Center (dissertation)]. Orenburg: GOU VPO OGPU; 2014. (In Russ.)
4. Akhmadullin RSh, Zaytsev GA. [Characteristics of white willow leaves transpiration under conditions of petrochemical contamination]. Izvestiya Saratovskogo Universiteta Seriya Khimiya. Biologiya. Ekologiya. 2013;13 Vypusk 2:53-6. (In Russ.)
5. Balandaykin ME. [Dynamics and differences in the concentration of basic photosynthetic pigments of birch leaves growing under heterogeneous conditions]. Khimiya Rastitelnogo Syr'ya. 2014;(1):159-64. (In Russ.)
6. Bukharina IL, Dvoyeglazova AA. Bioekologicheskiye Osobennosti Travianistykh i Drevesnykh Rasteniy v Gorodskikh Nsazhdeniyakh. [Bioecological Features of Herbaceous and Woody Plants in Urban Plantations]. Izhevsk: Udmurtskiy Universitet; 2010. (In Russ.)
7. Bukharina IL, Povarnitsina TM, Vedernikov KE. Ekologobiologicheskkiye Osobennosti Drevesnykh Rasteniy v Urbanizirovannoy Srede. [Ecological and Biological Features of Woody Plants in an Urbanized Environment]. Izhevsk: FGOU VPO Izhevskaya GSKHA; 2007. (In Russ.)
13. Goryshina TK, Zabotina TN, Pruzhina YeG. [Plastid apparatus of herbaceous plants under different illumination conditions in forest-steppe oak grove]. Ekologiya. 1975;(5):15-22. (In Russ.)
14. Gusev NA. [The interdependence of some indicators of the water regime of plants and the influence of environmental conditions on it]. In: Vodnyy Rezhim Rasteniy v Svyazi s Obmenom Veshchestv i Produktivnostyu: Sbornik Nauchnykh Statey. Moscow: Izdatelstvo AN SSSR; 1963. P. 43-9. (In Russ.)
15. Dashkevich AP. [Water regime of [woody] plants under industrial pollution conditions in ore Altai]. In: Tezisy Dokladov Vsesoyuznogo Soveshchaniya «Aktualnye Zadachi Fiziologii i Biokhimii Rasteniy v Botanicheskikh Sadakh SSSR». Pushchino: GBS AN SSSR; 1984. P. 52. (In Russ.)
16. Dontsov AS, Suntsova LN, Inshakov YeM. [Assessment of the environmental conditions of Krasnoyarsk city by examining the state of the photosynthetic apparatus of Siberian spruce]. Khvoynye Borealnoy Zony. 2016;37(5-6):246-50. (In Russ.)
17. Zakman LM. [Seasonal changes in the content of plastid pigments in the leaves of local and introduced plants outside the Polar Circle]. Botanicheskii Xhurnal. 1969;54(8):1142-57. (In Russ.)
18. Ziyatdinova KZ, Urazgildin RV, Denisova AV. [Water exchange of oak leaves (*Quercus robur* L.) under conditions of anthropogenic environmental pollution]. Vestnik Chelyabinskogo Gosudarstvennogo Universiteta. 2013;7(2):181-4. (In Russ.)

19. Ivanchenko VM, Legenchenko BI, Kruchinina SS. [Water regimen and energy exchange of plants as related to their homeostasis]. In: Vodnyy Rezhim Rasteniy v Svyazi s Razlichnymi Ekologicheskimi Usloviyami. Kazan: Izdatelstvo Kazanskogo Universiteta; 1978. P. 236-44. (In Russ.)
20. Ilkun GM. Gazoustoychivost Rasteriy. [Gas Resistance of Plants]. Kiev: Naukova Dumka; 1971. (In Russ.)
21. Ilkun GM. Zagriazniteli Atmosfery i Rasteniya. [Pollutants of Atmosphere and Plants]. Kiev: Naukova Dumka; 1978. (In Russ.)
22. Kaybiyaynen LK. [Macroscopic characteristics and statistical regularities of water exchange of pine census]. In: Problemy Fiziologii i Biokhimii Drevesnykh Rasteniy. Petrozavodsk: Karelskiy Filial AN SSSR; 1989. P. 50-1. (In Russ.)
23. Kostiuchenko RN. [Characteristics of the daily and seasonal transpiration of some representatives of the Salix genus]. In: Materialy Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii «Lesopolzovaniye, Ekologiya i Okhrana Lesov: Fundamentalnyye i Prikladnyye Aspekty». Tomsk: Izdatelstvo STT; 2005. P. 19. (In Russ.)
24. Kramer PD, Kozlovskiy TT. Fiziologiya Drevesnykh Rasteniy. [Physiology of Woody Plants]. Moscow: Lesnaya Promyshlennost; 1983. (In Russ.)
25. Kulagin YuZ. Drevesnye Rasteniya i Promyshlennaya Sreda. [Woody Plants and Industrial Environment]. Moscow: Nauka; 1974. (In Russ.)
26. Likholat YuV, Mytsik LP. [Assessment of the vital activity of plants of tree communities under the conditions of Industrial Cis-Dnieper using indicators of the water regimen]. In: Materialy Mezhdunarodnoy Nauchnoy Konferentsii «Vliyaniye Atmosfernogo Zagryazneniya i Drugikh Antropogennykh Faktorov na Destabilizatsiyu Sostoyaniya Lesov Tsentralnoy i Vostochnoy Yevropy». Moscow: MGUL; 1996. Vol. 1; P. 70-1. (In Russ.)
27. Maydebura IS. [The influence of pollution of the air basin of the Kaliningrad city on anatomical and morphological features and biochemical indicators of woody plants (dissertation)]. Kaliningrad: RGU Imeni I. Kanta; 2006. (In Russ.)
28. Matskov FF. [Recognition of living, dead and damaged chlorophyll-bearing tissues of plants using the reaction of pheophytin formation in assessing plant resistance to extreme impacts]. In: Metody Otsenki Ustoychivosti Rasteniy k Neblagopriyatnym Usloviyam Sredy. Leningrad: Kolos; 1976. P. 54-60. (In Russ.)
29. Mokronosov AT. [Photosynthetic function and integrity of plant organism]. In: 42-Ye Timiriazevskiy Chteniya. Moscow: Nauka; 1983. (In Russ.)
30. Neverova OA. [Some features of the physiological, biochemical and anatomical structure of the assimilation apparatus of birch under the conditions of anthropogenic pollution in Kemerovo city]. In: Tezisy Dokladov Vserossiyskoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii «Ekologicheskiye i Meteorologicheskiye Problemy Bolshikh Gorodov i Promyshlennykh Zon». Saint Petersburg: Izdatelstvo Rossiyskogo Gosudarstvennogo Gidrometeorologicheskogo Universiteta; 1999. P. 98-100. (In Russ.)
31. Nikolayevskiy VS. Ekologicheskaya Otsenka Zagriazneniya Sredy i Sostoyaniya Nazemnykh Ekosistem Metodami Fitoindikatsii. [Ecological Assessment of Environment Pollution and Terrestrial Ecosystems Condition using Phytoindication Methods]. Moscow: MGUL; 1998. (In Russ.)
32. Senkina SN. [Indicators of water exchange of *Picea obovata* (Pinaceae) needles under conditions of aerotechnogenic pollution (Komi Republic)]. Rastitelnyye Resursy. 2017;53(2):255-64. (In Russ.)
33. Sergeychik SA. Ustoychivost Drevesnykh Rasteniy v Tekhnogennoy Srede. [Resistance of Woody Plants in Technogenic Environment]. Minsk: Navuka i Tekhnika; 1994. (In Russ.)
34. Sidorovich YeA, Getko NV. Ustoychivost Introdutsirovannykh Rasteniy k Gazoobraznym Soyedineniyam Sery v Usloviyakh Belorussii. [Resistance of Introduced Plants to Gaseous Sulfur Compounds under Belarus Conditions]. Minsk: Nauka i tekhnika; 1979. (In Russ.)
35. Silayeva AM. Struktura Khloroplastov I Faktory Sredy. [Chloroplasts Structure and Environmental Factors]. Kiev: Naukova Dumka; 1978. (In Russ.)
36. Sitnikova AS. Vliyaniye Promyshlennykh Zagriazneniy na Ustoychivost Rasteniy. [Effects of Industrial Contaminants on Plant Stability]. Alma-Ata: Nauka; 1990. (In Russ.)
37. Suntsova LN, Inshakov YeM, Kozik YeV. [Assessment of the state of the urban environment using phytoindication methodology (as exemplified with Krasnoyarsk city)]. Lesnoy Zhurnal. 2011;(4):29-32. (In Russ.)
38. Suslova VV, Nikolayevskiy BC. [Influence of acid gases on pigment composition of leaves of woody and lawn plants]. Uchenye Zapiski Permskogo Universiteta. 1971;256:93-132. (In Russ.)
39. Tarabrin VP. [Water regimen and resistance of woody plants to industrial pollution]. In: Gazoustoychivost Rasteniy: Sbornik Statey. Novosibirsk: Nauka; 1980. P. 18-29. (In Russ.)

40. Tarabrin VP. [Physiological and biochemical mechanisms of interaction of contaminants and plants]. In: Rasteniya i Promyshlennaya Sreda. Dnepropetrovsk: Dnepropetrovskiy Gosudarstvennyy Universitet; 1990. P. 64-71. (In Russ.)
41. Tuzhilkina VV. [Responses of the pigment system of conifers to long-term aerotechnogenic contamination]. *Ekologiya*. 2009;(4):243-8. (In Russ.)
42. Tuzhilkina VV, Plusnina SN. [Comprehensive assessment of *Piceae obovata* (Pinaceae) needles under conditions of aerotechnogenic contamination]. *Rastitelnye Resursy*. 2014;50(4):579-86. (In Russ.)
43. Urazgildin RV, Amineva KZ, Zaytsev GA, Kulagin AYu, Yashin DA. [Comparative characteristics of oak (*Quercus robur* L.), lime (*Tilia cordata* Mill.) and birch (*Betula pendula* Roth) pigmentary complex formation under industrial pollution conditions]. *Karelskiy Nauchnyy Zhurnal*. 2016;5(1):90-4. (In Russ.)
44. Urazgildin RV, Kuzhleva NG. [Water regimen of poplar leaves under conditions of industrial pollution]. In: Sbornik Dokladov Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii «Lesnoye Obrazovaniye, Nauka i Khozyaystvo», Posvyashchennoy 125-letiyu Ufimskogo Leskhov-Tekhnikum. Ufa: RIO RUNMTS MO RB; 2003. P. 174-88. (In Russ.)
45. Urazgildin RV, Seydafariyov RA. [Water regimen of lime leaves (*Tilia cordata* Mill.) under conditions of industrial environmental pollution]. *Vestnik Orenburgskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 2007;75:369-72. (In Russ.)
46. Khmelevskaya IA. [Ecological and physiological studies of tree species in Pskov city]. *Vestnik Pskovskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta Seriya Yestestvennyye i Fiziko-Matematicheskiye Nauki*. 2008;6:37-57. (In Russ.)
47. Tsandekova OL, Kolmogorova YeYu. [Characteristics of adaptation reformations of *Pinus sylvestris* L. needles under the conditions of the rock dump of the “Kedrovsky” coal mine]. *Vestnik Orenburgskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 2016;(6):81-5. (In Russ.)
48. Chernyshenko OV. [Woody plants under extreme urban conditions]. In: *Ekologiya, Monitoring i Ratsionalnoye Prirodopolzovaniye: Nauchnye Trudy Vypusk 307(1)*. Moscow: MGUL; 2001. P. 140-6. (In Russ.)
49. Shlyk AA. [Development of studies of metabolic heterogeneity of photosynthetic membranes]. In: *Biosintez i Sostoyaniye Khlороfillov v Rastanii*. Minsk: Nauka i Tekhnika; 1975. P. 104-60. (In Russ.)
50. Shlyk AA, Valter G, Averina NG, Savchenko GYe. [Effect of kinetin on the accumulation and activity of protochlorophyllide in green and post-etiolated wheat leaves]. *Doklady Akademii Nauk SSSR*. 1970;193(6):1429-32. (In Russ.)
51. Shulgin IA, Khodorenko LA. [Formation of the optical apparatus of green leaves in relation to energy adaptation and solar radiation]. *Nauchnye Doklady Vyshey Shkoly*. 1969;(5):87-92. (In Russ.)
52. *Ekologichskiy Problemy Usbanizirovannykh Territoriy*. [Ecological Problems of Urbanized Territories]. Irkutsk: Institut Geografii SO RAN; 1998. (In Russ.)
53. Yakushev BI. [Role of transpiration in leaf gas exchange]. *Doklady Akademii Nauk BSSR*. 1974;18(4):373-5. (In Russ.)
54. Agbaire PO. Air Pollution Tolerance Indices (APTI) of some plants around Erhoike-Kokori oil exploration site of Delta State, Nigeria. *International Journal of Physical Sciences*. 2009;4:366-8.
55. Agbaire PO, Esiefarienrhe E. Air pollution tolerance indices (apti) of some plants around Otorogun Gas Plant in Delta State, Nigeria. *J Applied Sci Environ Management*. 2009;13(1):11-4.
56. 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.
57. Burkhardt J, Kaiser H, Kappen L, Goldbach HE. The possible role of aerosols on stomatal conductivity for water vapour. *Basic Applied Ecology*. 2001;2:351-64.
58. Chapla J, Kamalakar JA. Metabolic responses of tropical trees to ozone pollution. *J Environ Biol*. 2004;(25):287-90.
59. Das S, Prasad P. Seasonal variation in air pollution tolerance indices and selection of plant species for industrial areas of Rourkela. *Ind J Environ Protect*. 2010;30(12):978-88.
60. Doudell RG, Dobge AD. The photosynthetic capacity of pea leaves with a controlled chlorophyll formation. *Planta*. 1970;94(4):282-90.
61. Duan J, Fu B, Kang H, Song Z, Wei A. Response of gas-exchange characteristics and chlorophyll fluorescence to acute sulfur dioxide exposure in landscape plants. *Ecotoxicol Environ Safety*. 2019;171(30):122-9.
62. Freer-Smith PH, Taylor G. Comparative evaluation of the effects of gaseous pollutants, acidic deposition and mineral deficiencies on gas exchange of trees. *Agricult Ecosyst Environ*. 1992;42(3-4):321-2.
63. Gao F, Calatayud V, Garcia-Breijo F, Reig-Armiñana J, Feng Z. Effects of elevated ozone on physio-

- logical, anatomical and ultrastructural characteristics of four common urban tree species in China. *Ecol Indicators*. 2016;67:367-79.
64. Gowin T, Goral I. Chlorophyll and pheophytin content in needles of different age of trees growing under conditions of chronic industrial pollution. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 1977;46(1):151-9.
 65. Joshi PC, Swami A. Air pollution induced changes in the photosynthetic pigments of selected plant species. *J Environ Biol*. 2009;(30):295-8.
 66. Joshi PC, Swami A. Physiological responses of some tree species under roadside automobile pollution stress around city of Haridwar, India. *Environmentalist*. 2007;(27):365-74.
 67. Jyothi SJ, Jaya DS. Evaluation of air pollution tolerance index of selected plant species along roadsides in Thiruvananthapuram, Kerala. *J Environ Biol*. 2010;31:379-86.
 68. Klamerus-Iwan A, Błońska E, Lasota J, Waligórski P, Kalandyk A. Seasonal variability of leaf water capacity and wettability under the influence of pollution in different city zones. *Atmospheric Pollut Res*. 2018;9(3):455-63.
 69. Klotz IM. Protein hydration and behavior. *Science*. 1958;128:815-22.
 70. Lakshmi PS, Sravanti KL, Srinivas N. Air pollution tolerance index of various plant species growing in industrial areas. *The Ecoscan*. 2008;2(2):203-6.
 71. Lamoreaux RJ, Chaney WR. Photosynthesis and transpiration of excised silver maple leaves exposed to cadmium and sulphur dioxide. *Environ Pollut*. 1978;17(4):259-68.
 72. Liu Y, Ding H. Variation in air pollution tolerance index of plants near a steel factory: Implications for landscape-plant species selection for industrial areas. *WSEAS Transact Environ Develop*. 2008;4(1):24-32.
 73. Malhotra SS. Effects of sulfur dioxide on biochemical activity and ultrastructural organization of pine needles chloroplasts. *New Phytologist*. 1976;(2):239-45.
 74. Masuch G, Franz JT, Kettrup A. Histological and biochemical differences of slightly and severely injured spruce needles of two stands in northrhine Westphalia. *Environ Exper Botany*. 1992;32(2):163-82.
 75. Matysiak R. Content of carotenoids in needles of *Pinus sylvestris* L. growing in a polluted area. *Dendrobiology*. 2001;(46):39-42.
 76. Meerabai G, Ramana VC, Rasheed M. Effect of industrial pollutants on Physiology of *Cajanus cajan* (L.) – *Fabaceae*. *Int J Environ Sci*. 2012;2(4):1889-94.
 77. Meinzer FC, Clearwater MJ, Goldstein G. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environ Exper Botany*. 2001;45:239-62.
 78. Mena-Petite A, Duñabeitia MK, Gonzalez-Moro B, Munoz-Rueda A, Lacuesta M. Sequential effects of acidic precipitation and drought on water relations of *Pinus radiata* seedlings. *J Plant Physiol*. 1999;155(1):93-100.
 79. 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, Russian J Forest Res. 2017;22(6):386-92.
 80. Molnár VÉ, Tóthmérész B, Szabó S, Simon E. Pollution assessment in urban areas using air pollution tolerance index of tree species. *WIT Transact Ecol Environ*. 2018;230:367-74.
 81. More RS, Chaubal SS. Determination of stress and comparison by estimation of chlorophyll – *a*, *b* and carotenoid contents among plants growing along Mithi River, Mumbai. *Int J Sci Engineering Res*. 2017;8(1):1-8.
 82. Mukherjee A, Agrawal M. Use of GLM approach to assess the responses of tropical trees to urban air pollution in relation to leaf functional traits and tree characteristics. *Ecotoxicol Environl Safety*. 2018;152(15):42-54.
 83. Nosticzius A. Is it justified to relate the photosynthetic activity to the soluble protein? *Acta Agronom Acad Sci Hungaricae*. 1971;20(314):446-7.
 84. Paoletta E, Grulke NE. Does living in elevated CO₂ ameliorate tree response to ozone? A review on stomatal responses. *Environ Pollut*. 2005;137:483-93.
 85. Prajapati SK, Tripathi BD. Seasonal variation of leaf dust accumulation and pigment content in plant species exposed to urban particulates pollution. *J Environ Quality*. 2008;37:865-70.
 86. Prusty BAK, Mishra PC, Azeez PA. Dust accumulation and leaf pigment content in vegetation near the national highway at Sambalpur, Orissa, India. *Ecotoxicol Environ Safety*. 2005;60:228-35.
 87. 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.
 88. 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: *Environment. Technology. Resources. Proc 11th Internat Scientific and Practical Conference. Vol. I. Latvia: Rezekne Academy of Technologies; 2017. P. 235-9.*

89. Schreuder M, Van Hove LWA, Brewer CA. Ozone exposure affects leaf wettability and tree water balance. *New Phytologist*. 2001;152(3):443-54.
90. 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*. 2009;4:122-6.
91. Singh H, Savita, Sharma R, Sinha S, Kumar M, Kumar P, Verma A, Sharma SK. Physiological functioning of *Lagerstroemia speciosa* L. under heavy roadside traffic: an approach to screen potential species for abatement of urban air pollution. *Biotech*. 2017;7(1):61.
92. Skrynetska I, Ciepał R, Kandziora-Ciupa M, Barczyk G, Nadgórska-Socha A. Ecophysiological responses to environmental pollution of selected plant species in an industrial urban area. *Int J Environ Res*. 2018;12:255-67.
93. 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 Stud*. 2016;1(5):1-5.
94. Thambavani SD, Sabitha MA. The spectral determination of chlorophylls A, B and total carotenoids using various solvents for tree species growing near sugar mill. *Asian J Exper Chem*. 2012;7(1)5-9.
95. Tiwari S, Agrawal M, Marshall FM. Evaluation of ambient air pollution impact on carrot plants at a sub urban site using open top chambers. *Environ Monitoring Assessment*. 2006;(119):15-30.
96. Tripathi AK, Gautam M. Biochemical parameters of plants as indicators of air pollution. *J Environ Biol*. 2007;28(1):127-32.
97. Urazgil'din RV, Amineva KZ, Zaitsev GA, Kulagin AYu. Comparative characteristics of pine, spruce and larch pigmental complex seasonal variability in industrial pollution conditions. In: *Ecology and Geography of Plants and Plant Communities. The Fourth International Scientific Conference on Ecology and Geography of Plants and Plant Communities*; 2018. P. 232-42.
98. Wang H, Ouyang Z, Chen W, Wang X, Zheng H. Transpiration characteristics of chinese pines (*Pinus tabulaeformis*) in an urban environment. In: Nakagoshi N, Mabuhay AJ, eds. *Designing Low Carbon Societies in Landscapes*. Tokyo: Springer; 2014. P. 57-71.
99. Wang H, Ouyang Z, Chen W, Wang X, Zheng H, Ren Y. Water, heat, and airborne pollutants effects on transpiration of urban trees. *Environ Pollut*. 2011;159(8-9):2127-37.
100. Wang H, Wang X, Zhao P, Zheng H, Ouyang Z. Transpiration rates of urban trees, *Aesculus chinensis*. *J Environ Sci*. 2012;24(7)1278-87.
101. Woo SY, Je SM. Photosynthetic rates and antioxidant enzyme activity of *Platanus occidentalis* growing under two levels of air pollution along the streets of Seoul. *J Plant Biol*. 2006;(49):315-9.
102. Woo SY, Lee DK, Lee YK. Net photosynthetic rate, ascorbate peroxidase and glutathione reductase activities of *Erythrina orientalis* in polluted and non-polluted areas. *Photosynthetica*. 2007;(45):293-5.

