

ТЕХНОГЕНЕЗ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ: ПОВРЕЖДЕНИЯ, АДАПТАЦИИ, СТРАТЕГИИ.

ЧАСТЬ 4. ВЛИЯНИЕ НА ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ВЫРАБОТКУ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ДРЕВОСТОЕВ

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

Четвертый из серии обзоров посвящен влиянию различных типов промышленного загрязнения на жизненное состояние древостоев и вопросам определения адаптивных стратегий древесных видов к техногенезу. Рассмотрены современные методические подходы к оценке жизненного состояния древостоев, выделены наиболее перспективные из них. Показано однозначное ухудшение жизненного состояния древостоев вне зависимости от древесного вида и типа загрязнения, однако степень ухудшения во многом зависит от древесного вида и типа загрязнения. Рассмотрены вопросы устойчивости биосистем к техногенезу, в основе которой лежат адаптивные реакции, протекающие на всех уровнях организации живого – от цитогенетического до экосистемного. Показано развитие теории адаптивных стратегий растений начиная с эколого-ценотических стратегий Раменского-Грайма. Отдельно рассмотрены адаптивные реакции, характеризующие металлоустойчивость растений. Промышленное загрязнение как новый для растений в историческом плане фактор вызывает необходимость разработки вопросов, связанных с адаптивными стратегиями видов к техногенезу, в основе которых лежат адаптивный потенциал, изменчивость, устойчивость и экологическая пластичность видов. Предложен авторский подход к определению и выявлению стратегий адаптации к техногенным факторам, основанный на анализе современных работ в этой области и материалов собственных многолетних исследований.

Ключевые слова: промышленное загрязнение, жизненное состояние древостоев, адаптивные реакции, адаптивные стратегии.

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL RESPONSES OF ARBOREAL PLANTS TO ANTHROPOGENIC FACTORS: DAMAGES, ADAPTATIONS AND STRATEGIES. PART 4. IMPACT ON THE CONDITIONS AND THE DEVELOPMENT OF ADAPTIVE STRATEGIES OF FORESTS

R.V. Urazgildin, A.Yu. Kulagin

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

E-mail: urv@anrb.ru

The present publication is the fourth in the series of reviews of reports addressing the impacts of different kinds of industrial pollution on the vital conditions of tree stands and the issues of determining the adaptive strategies of arboreal species to anthropogenic factors. The present-day methodological approaches to assessing the vital conditions of tree stands are considered and the most promising of them are distinguished. The deterioration of the vital conditions of tree stands has been shown to occur unequivocally irrespective of tree species and pollution type; however, the degree of deterioration is largely species and pollution specific. Tree tolerance to anthropogenic factors is based on adaptive responses at all levels of biological organization from cytogenetic to ecosystemic. The development of theories of the adaptive strategies of trees is traced starting from the Ramensky-Grime concept of phytocenotypes. A special attention in the present publication is paid to responses related to tree tolerance to metals. The industrial pollution is a novel type of stress for plants, and their responses to it are possible within the limits determined by the adaptive potential of plants developed based on species-specific adaptive strategies, including variability, stability and ecological plasticity. An original approach to determining the adaptive strategies of trees to anthropogenic factors is proposed based on current literature and original studies.

Keywords: industrial pollution, vital conditions of tree stands, adaptive responses, adaptive strategies.

Введение

Жизненное состояние древостоев в условиях техногенеза

Жизненное состояние (ЖС) дерева и всего древостоя – наиболее комплексный показатель, позволяющий судить о влиянии условий произрастания на жизнедеятельность растительного организма и функционирование всего древостоя. Воздействие атмосферного загрязнения – сложное биологическое явление, затрагивающее в первую очередь метаболические и физиологические процессы. Степень поврежденности растения определяется прежде всего двумя факторами – концентрацией токсичного вещества и длительностью его воздействия. В настоящее время имеются разнообразные методы, позволяющие сделать вывод о состоянии дерева или отдельных его частей в условиях городской среды. Из всех методик наиболее удачными как в теоретическом, так и в прикладном отношении представляются те, которые основаны на визуальной оценке различных диагностических признаков ЖС дерева. Существуют часто применяемые шкалы оценки, позволяющие оценить ЖС деревьев и насаждений по внешним признакам [1, 3, 5, 8, 16, 23, 30, 33, 39, 46, 61].

Наиболее чувствительным и, как следствие, экологически информативным органом растительного организма является лист, отражающий влияние изменчивых условий окружающей среды больше, чем какой бы то ни было другой орган [13, 14, 38]. Наличие хлорозов и некрозов на листьях и хвоинках деревьев является важным диагностическим признаком повреждения растений атмосферным загрязнением. Вследствие появления хлорозов и некрозов в результате действия других факторов (недостатка или избытка питательных веществ почвы, высоких и низких температур, засухи, подтопления корневых систем, в результате действия энтомовредителей и различных патогенов) этот признак может быть недостаточно специфичным [2, 14, 38, 40, 47]. Действие минеральных водорастворимых солей на растения нередко вызывает локальные ожоги на листьях, а при длительном воздействии – ослабление и гибель растений [23].

Наиболее важным информативным признаком служит состояние крон. В городе деревья имеют редкую или сильно изреженную крону, наблюдается увеличение доли световых листьев в кроне. По признакам состояния крон разработаны региональные критерии оценки состояния деревьев, позволяющие выявить насаждения с нарушенной устойчивостью до появления процессов усыхания [12, 26, 30, 53, 60].

Адаптации древостоев в условиях техногенеза

Известно, что каждая биологическая система в условиях изменяющейся окружающей среды стремится

к «устойчивости», «стабильности», «упругости» и «надежности». Устойчивость – это внутренне присущая системе способность выдерживать изменение, вызванное извне, или восстанавливаться после него [45]. Стабильность – способность системы не только сопротивляться изменениям среды, но и восстанавливаться после них. Упругость определяется как скорость, с которой нарушенная система возвращается к состоянию равновесия [34]. Надежность – способность организма или его отдельных систем сохранять потенции к функционированию на протяжении полного жизненного цикла, а также сохранение системы, несмотря на гибель ее элементов, с помощью их замены, дублирования и др. [17, 59]. Ключевым процессом при реализации всех четырех свойств биосистем является адаптация растений к внешним стрессам.

Адаптивная реакция организма – процесс приспособления организма и его функций к меняющимся условиям среды. Современные представления о нем основаны на развитии идей Ж.Б. Ламарка, Ч.Р. Дарвина, Э. Геккеля, У. Кэннона, К. Барнара, Г. Селье, И.П. Павлова, А.Д. Сперанского, М.К. Петровой, К.М. Быкова, И.М. Сеченова, А.А. Ухтомского, Н.Е. Введенского, Л.А. Орбели и др. Адаптивная реакция организма определяется врожденной и приобретенной приспособительными реакциями организмов на клеточном, органном, системном и организменном уровнях. Общий принцип адаптации растений к стрессам заключается в повышении устойчивости растений к фитотоксикантам согласно общей теории устойчивости (значительный вклад в разработку теории внесли В. Крокер, Н.П. Красинский, Е.И. Князева, М.Д. Томас, Ю.З. Кулагин, Г.М. Илькун, В.С. Николаевский и др.). Если бы на влияние каждого фактора растение отвечало специфической адаптацией, то это привело бы живую систему к такой избыточности и перегрузке различными морфофизиологическими структурами, которые были бы несовместимы с жизнью [19]. В процессе приспособления включаются те потенциальные свойства, которые можно представить в форме пост-адаптаций и пре-адаптаций [30]. Вследствие того, что защитно-приспособительные возможности растений не могут развиваться с той быстротой, с которой наблюдается в последнее время загрязнение атмосферы, их устойчивость в условиях индустриальной среды будет определяться их способностью использовать в первую очередь уже имеющиеся механизмы адаптации к экстремальным факторам среды. Значительная роль принадлежит и пост-адаптациям, то есть возможности организмов вновь использовать бывшие адаптивные признаки, составляющие резерв приспособляемости к изменениям среды [52]. Аллелопатическая толерантность растительных сообществ, возникшая в постоянно насыщенном разнообразными химическими соединениями воздухе, может быть

непосредственной причиной повышения выносливости в условиях промышленного загрязнения. При этом растения, оказавшись в условиях загрязненной химическими веществами атмосферы, страдают не только от нового для них качественного состава химических агентов, сколько, вероятно, от их количества. Направленный отбор форм, отличающихся повышенной устойчивостью как к природным фитонцидам в естественных биоценозах, так и к техногенным химическим выбросам в условиях промышленного загрязнения окружающей среды, – это основной путь повышения хемотолерантности растений [36].

I. Влияние техногенеза на жизненное состояние древостоев

При оценке ЖС древостоев важным моментом является выбор методического аппарата, соответствующего задачам исследования.

Методика, разработанная сотрудниками Ботанического института им. В.Л. Комарова, предполагает выделение пяти категорий деревьев – «здоровое», «поврежденное», «сильно поврежденное», «отмирающее» и «сухостой» на основании обследования внешних признаков повреждений кроны и ствола, степени развития и повреждения лишайникового покрова на стволах деревьев, локализации мертвых и отмирающих ветвей, цвета сформированных листьев, повреждений листвы и хвои [61].

Одним из наиболее распространенных подходов к оценке влияния загрязнения атмосферного воздуха на лесные экосистемы является характеристика санитарного состояния насаждений с оценкой категорий состояния деревьев по следующей шкале: здоровое (без признаков ослабления), ослабленное (в начальной стадии воздействия неблагоприятных факторов и имеющее признаки угнетения по сравнению со здоровыми деревьями), сильно ослабленное (в активной стадии повреждения неблагоприятными факторами с явно выраженными признаками ухудшения состояния), усыхающее (поврежденное в сильной степени с высокой вероятностью усыхания в текущем или следующем вегетационном периоде), свежий сухостой (усохшее в течение текущего или предыдущего вегетационного периода), погибшее (сухостой, валежник), бурелом (со сломом ствола ниже одной трети протяженности кроны, считая от вершины), ветровал (поваленные или наклоненные деревья с обрывом более трети корней) [15].

Широко распространена шкала В.С. Николаевско-го [39], согласно которой ЖС оценивается визуально (по десятибалльной шкале) по степени повреждения и состоянию ассимиляционного аппарата и крон растений. При этом учитывается: количество живых ветвей в кронах деревьев, степень облиственности (охвоенности) крон, количество живых (без некрозов) листьев (хвои) в кронах, средняя живая площадь листа (хвои).

В итоге ЖС дерева может быть охарактеризовано как хорошее, удовлетворительное, неудовлетворительное и усыхающее.

Некоторые авторы указывают на перспективность использования комплексного подхода с изучением сезонной динамики содержания токсикантов в почве и древесных растениях на разном удалении от источников выбросов для установления взаимосвязи между аккумуляцией токсикантов в почве и растениях и их ЖС [13, 22–24, 30]. Рекомендуется также использование обобщенной функции желательности Харрингтона (преобразование значений, показателей или свойств, полученных в различных единицах измерения, в безразмерную шкалу желательности), совокупности биометрических показателей деревьев и физиолого-биофизических характеристик тканей деревьев [25].

Одной из наиболее удачных и часто применяемых сегодня в практике лесоведения является методика В.А. Алексеева и соавт. [3], основанная на процентной оценке таких признаков каждого дерева, как густота кроны, очищенность ствола от мертвых сучьев и степень повреждения листьев (хлорозы, некрозы, объедания, повреждения фитопатогенами и т. д.). На основании этих признаков деревья в древостое распределяются на здоровые, ослабленные, сильно ослабленные, отмирающие, и по каждой категории вычисляется запас древостоя и дополнительно запас сухостоя. По соотношению запасов вычисляется итоговый коэффициент ЖС древостоя (L_v), по которому насаждение может быть классифицировано как здоровое ($L_v = 100–80\%$), ослабленное ($L_v = 79–50\%$), сильно ослабленное ($L_v = 49–20\%$), полностью разрушенное ($L_v = 19\%$ и ниже).

В то же время визуальные методы оценки имеют и свои очевидные недостатки. Главнейшим из них является относительный характер полученных результатов. Поэтому при описании ЖС отдельного дерева или древостоя методами визуальной оценки к словосочетанию «жизненное состояние» обязательно необходимо прибавлять слово «относительное». При выборе методики оценки ЖС необходимо учитывать, что растения, произрастающая в городской среде, испытывают стресс, который приводит к изменениям, прежде всего, ассимиляционного аппарата как наиболее чувствительного к условиям произрастания и как непосредственного контактируемого органа с токсикантами. Вне зависимости от характера применяемой к оценке ЖС методики большинство авторов указывает на ту или иную степень дигрессии насаждений в условиях урбанизированной техногенной среды [9, 12, 14, 23, 30, 38, 39, 47, 51, 53].

Результаты различных исследований свидетельствуют в основном об ухудшении ЖС древостоев промышленных центров на фоне контрольных данных.

В 2001 году 22,4% Европейских лесов были классифицированы как имеющие дефолиацию более 25%, депигментация и потемнение были редкими (7,6% наблюдаемых деревьев), а у 43–55% деревьев повреждения привели к их полному упадку. Насекомые являлись наиболее часто наблюдаемым повреждающим агентом (9,9%), атмосферное загрязнение оценивалось как причина повреждения 2,4% деревьев. По сравнению с предыдущими годами исследований дефолиация 2001 года значительно возросла на 13% участков и значительно снизилась на 8,1%, а на 78,9% участков дефолиация осталась неизменной [91]. Несмотря на региональные различия в европейском масштабе, за 10 лет мониторинга (1986–1996) было выявлено ухудшение состояния лесов для многих наиболее часто встречающихся видов деревьев, однако никакие очевидные тенденции не обнаружены для сосны *Pinus silvestris* L., ели *Picea abies* (L.) Karst., бука *Fagus sylvatica* L., дубов *Quercus petraea* L. и *Q. robur* L., а виды *Pinus pinaster* Ait., *Quercus ilex* L. и *Q. rotundifolia* Lam. напротив показали заметное улучшение [97]. Попытка формального сопоставления представленных выше данных 1986–1996 и 1994–2001 годов показала, что на большинстве участков дефолиация осталась неизменной [91, 98]. Загрязнение воздуха считается наиболее важным антропогенным фактором, влияющим на леса центральной и восточной Европы. Оценка состояния лесов в Австрии показала, что они находятся в гораздо лучшем состоянии, чем в Карпатском горном районе (от Словакии до Румынии и в западной части Украины). Данные по ели норвежской (Австрия, Словакия, Румыния), сосне шотландской (Словакия), буку и дубам сидячему и европейскому (Словакия и Румыния) свидетельствуют, что у большинства видов тенденции несущественные, однако у ели норвежской в южной части Австрии и в южной/западной части Карпат отмечались случаи значительного повышения уровня дефолиации, а для бука значительный рост дефолиации отмечен только в Румынии [91, 98, 112].

Снижение загрязнения воздуха по N до 20–50 кг/га в год и по S до 10–15 кг/га в год в районе завода по производству азотных удобрений в Литве (основные загрязнители NO_x , NH_3 , SO_2 и минеральная пыль) сразу повлекло восстановление ЖС поврежденных сосновых древостоев, особенно молодых (5–7 лет). Однако состояние старых поврежденных древостоев норвежской ели ухудшилось из-за последовавших вспышек размножения короеда-типографа *Ips typographus*. Загрязнение лесных почв также уменьшилось с уменьшением загрязнения воздуха, однако их подкисление продолжается [64].

В 1980–2011 годах в горах Крконошского национального парка (Чехия) оценивалось изменение состояния здоровья деревьев ели (*Picea abies* [L.] Karst) на основе степени дефолиации (классифицированной

на 6 уровней) на 6 исследованных участках в условиях загрязнения воздуха (SO_4^{2-} , NO_3^- , NH_4^+). На всех участках с 1994 года общий объем осадения сульфатов значительно сократился с 50–80 до 8–13 кг/га в год, однако какой-либо четкой тенденции в изменении объемов осадения азота не было. Доля здоровых деревьев была очень мала на всех участках и постоянно снижалась в течение периода наблюдения, достигнув к концу на большинстве участков полного отсутствия. Доля слегка поврежденных деревьев снизилась в первые 10 лет с 54,7 до 14,7% и оставалась постоянной в течение последних 20 лет. Доля сильно поврежденных деревьев за 5 лет резко возросла с 26,1 до 50,4% и к концу исследований постепенно уменьшалась до 13,5%. Точно так же доля очень сильно поврежденных деревьев за 6 лет выросла с первоначальных 7,6 до 22,7%, а затем снизилась до 2,2%. Доля чрезвычайно сильно поврежденных деревьев достигла максимума за 7 лет (8,2%) и с тех пор постоянно снижалась до нынешних 0,5%. Доля мертвых деревьев за 30 лет возросла с 0,0 до 65,8% (на отдельных участках от 40,7 до 100%). Средняя дефолиация «живых» и «всех» деревьев автохтонных древостоев составляла 32 и 63% соответственно, а аллохтонных древостоев – 91,5 и 97,6% соответственно. Связь между дефолиацией «живых деревьев» и атмосферным осадением как серы, так и азота отсутствовала. Связь между дефолиацией «всех деревьев» и атмосферным осадением азота отсутствовала, однако существовала отрицательная взаимосвязь с осадением серы [115].

Северо-западная часть Чешской Республики известна как сильно загрязненный район. Загрязнение SO_2 , а также температуры и осадки сравнивались с данными дефолиации и жизнеспособности хвойных и лиственных древесных видов, полученными со спутниковых снимков участков мониторинга в трех регионах: Рудные горы, Соколовский бассейн, Славковский лес. Дефолиация хвойных пород в Рудных горах сильно коррелировала с концентрациями зимнего SO_2 и зимними температурами. В регионах Соколовский бассейн и Славковский лес ЖС лиственных древостоев существенно связано с летними температурами. Результаты показывают снижение значения SO_2 как причины ухудшения состояния лесов в 1990-е годы [110].

В Средиземноморских лесных экосистемах дубняков *Quercus pubescens*, *Q. ilex* и сосняков *Pinus halepensis* и *P. nigra* восточного Адриатического побережья оценена жизнеспособность деревьев по соотношению к атмосферному осадению (N, Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , NH_4^+ , SO_4^{2-} , NO_3^- , Cl), содержанию питательных веществ в листе/хвое (N, P, K, Ca, Mg), дефолиации листьев/хвои и росту базальной площади ствола. Результаты показали, что осадочные концентрации элементов были самыми низкими в сосновых, а самыми высокими – в дубовых лесах, однако это не оказало

влияния на концентрации N в листе/хвое, а концентрации элементов находились в оптимальном диапазоне (за исключением высоких концентраций Ca, что отражает химию кальциевых почв региона). Никакие различия в интенсивности дефолиации между древостоями не обнаружены, но участки с более низким приращением базальной площади имеют более низкую дефолиацию. Сделать какой-либо вывод о взаимосвязи N-осаждения и роста деревьев пока не представляется возможным [80].

Проведена оценка относительного ЖС насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы повислой (*Betula pendula* Roth) и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях загрязнения Липецкого промышленного центра, где основным стационарным источником загрязнения атмосферного воздуха является Новолипецкий металлургический комбинат. В условиях загрязнения все древостои отнесены к категории «ослабленные» (сосна Lv = 70%, береза Lv = 71%, дуб Lv = 75%), в контроле – к категории «здоровые» (Lv = 85–86%). Основными диагностическими признаками, определяющими ЖС деревьев, являлись слабая степень развития кроны и повреждения хвои и листьев. У березы сильно разреженные кроны (60–65% нормы), отмечается суховершинность. У сосны отмечались значительные повреждения хвои (до 45%), представленные хлорозами и краевыми некрозами, повреждения листьев березы и дуба (до 15–20%) представлены межжилковыми хлорозами. Степень повреждения листьев дуба незначительна (до 15%), по большей части это межжилковые хлорозы. Деревья сосны характеризовались слабой очищенностью (до 45%) от мертвых сучьев [21].

Исследование состояния древостоев в условиях нефтехимического загрязнения Уфимского промышленного центра показало, что ЖС тополя дрожащего на водораздельном плато и в пойме оценивалось как «здоровое» (Lv = 89,6–100%), деревья характеризовались хорошо сформированной кроной, слабой поврежденностью листьев, хорошей очищенностью стволов от мертвых сучьев. ЖС древостоев тополя черного на водораздельном плато характеризовалось как «ослабленное» и «сильно ослабленное» (Lv = 53,9–42%), а в пойме – как «здоровое» (Lv = 90–98,5%). Основными диагностическими признаками ухудшения ЖС были снижение густоты кроны и ухудшение очищенности стволов от мертвых сучьев. ЖС древостоев тополя бальзамического на водораздельном плато и в пойме оценено как «сильно ослабленное» (Lv = 31,1–57,6%), деревья характеризовались слабо развитой кроной, плохой очищенностью от мертвых сучьев и сильным поражением листьев (чаще всего фитопатогенами). Сравнение тополей выявило такой ряд ухудшения их ЖС: тополь дрожащий > тополь черный > тополь

бальзамический. ЖС древостоев тополей зависело от положения в рельефе: в условиях поймы оно в целом лучше, чем на водораздельном плато, что связано с более благоприятными условиями произрастания [57]. В отличие от тополей, у ивы белой и клена остролистного ЖС в условиях Уфимского промышленного центра оценивается как «здоровое» (ива Lv = 100%, клен Lv = 88–98,5%), причем у ивы оно было значительно лучше, чем в контроле, что является очень важным в плане оценки возможности ее использования для создания санитарно-защитных насаждений в крупных промышленных центрах нефтехимического профиля. Наиболее чувствительными диагностическими признаками ивы и клена являлись наличие мертвых сучьев на стволе и густота кроны, наименее чувствительным являлось повреждение листьев. Однако у ивы при усилении загрязнения уменьшалось наличие мертвых сучьев на стволе и увеличивалась густота кроны, а у клена густота кроны снижалась, а количество мертвых сучьев увеличивалось. Повреждение листьев у обеих пород не превышало 5%, усыхания деревьев не происходило [6, 10]. Нефтехимическое загрязнение вызывало значительное снижение ЖС древостоев сосны (Lv = 44,8%), лиственницы (Lv = 48,1%) и дуба (Lv = 48,8%), у которых оно оценивалось как «сильно ослабленное». Менее значительное снижение ЖС древостоев наблюдалось у ели (Lv = 67,1%), липы (Lv = 54,2%) и березы (Lv = 79%), у которых оно оценивалось как «ослабленное». Для лиственницы, ели и березы основным диагностическим признаком ухудшения ЖС древостоя являлось снижение густоты кроны, остальные были менее значимыми, но у лиственницы наличие мертвых сучьев в кроне являлось вторым по значимости диагностическим признаком. Для сосны, дуба и липы все рассматриваемые диагностические признаки ухудшения ЖС древостоя являлись практически равнозначными, при этом снижение густоты кроны первично для липы, наличие мертвых сучьев в кроне первично для дуба, а повреждение хвои первично для сосны. В целом, менее всего подвержено ухудшению состояние хвои и листьев, более всего – густота кроны, а мертвые сучья в кроне занимали промежуточное положение. В контроле все древостои отнесены к категории «здоровые», диагностические признаки ухудшения состояния незначительны. По степени ухудшения ЖС в условиях загрязнения относительно контроля древесные виды образуют такой ряд снижения: береза > ель > липа > лиственница > дуб > сосна [4, 7, 20, 32, 48, 50].

В условиях загрязнения Стерлитамакского промышленного центра (полиметаллический тип загрязнения) ЖС древостоев лиственницы Сукачева оценено как «ослабленное» (Lv = 74,0%), наблюдалась плохая очищенность стволов от мертвых сучьев (в кроне присутствует 15–35% мертвых сучьев) и пониженная густота

кроны (70–85% нормы), повреждение хвои составляли 10–20% общей площади. В контроле ЖС лиственницы оценено как «здоровое» ($L_v = 89,5\%$), деревья имели хорошо сформированные кроны, очищенность ствола от мертвых сучьев хорошая, степень повреждения хвои не превышала 10% ее площади. ЖС древостоев тополя бальзамического «сильно ослабленное» ($L_v = 44,5\%$), причем прогноз свидетельствует о дальнейшем его ухудшении по мере накопления токсикантов. В контроле их состояние оценено как «ослабленное» ($L_v = 67,0\%$). Основным диагностическим признаком ухудшения состояния в промзоне являлось снижение густоты кроны (с 53–60 до 20–40%). Очищенность от мертвых ветвей и повреждение листьев как в условиях загрязнения, так и в контроле находились приблизительно на одинаковом уровне (40–55 и 20–40% соответственно), однако количество сухостоя в условиях загрязнения значительно превосходило контрольные условия. Наилучшим ЖС в условиях Стерлитамакского промышленного центра характеризовались древостои березы повислой – оценены как «здоровые» и в условиях загрязнения, и в контроле ($L_v = 90\%$ в обоих случаях). Значимые диагностические признаки ухудшения состояния березы отсутствовали, деревья характеризовались хорошо сформированной кроной (75–85%), отсутствием значительного поражения листьев (не более 5–15%) и хорошей очищенностью ствола от мертвых сучьев (0–15%). Сравнение древостоев выявило такой ряд ухудшения их ЖС: береза повислая > лиственница Сукачева > тополь бальзамический [29, 32].

По ЖС насаждения сосны и березы на отвалах Кумертауского бурогольного разреза в целом отнесены к категории «здоровые», однако у сосны на отвалах коэффициент ЖС ухудшался относительно контроля, а у березы, напротив, коэффициент ЖС на отвалах значительно возрастал относительно контроля. На отвалах Учалинского горно-обогатительного комбината насаждения сосны и березы также отнесены к категории «здоровые», однако у обоих видов на отвалах коэффициент ЖС очень слабо отличался относительно контрольных показателей, но в целом у березы он значительно выше, чем у сосны. Также следует отметить, что в условиях Учалинского горно-обогатительного комбината ЖС сосны и березы в целом значительно лучше, чем в условиях Кумертауского бурогольного разреза. Состояние древесной растительности на отвалах месторождений свидетельствует о потенциальной лесопригодности вскрышных и вмещающих пород и отсутствии фитотоксичности грунтов [43]. В отличие от лиственных древесных видов древости лиственницы Сукачева на отвалах Кумертауского бурогольного разреза отнесены по ЖС к категории «ослабленные», близкой к «сильно ослабленные». Отмечено сильное повреждение ассимиляционного ап-

парата (до 80% площади хвои хлорозные и некротические пятна), наблюдался преждевременный опад хвои, густота кроны не превышала 50%, однако очищенность стволов от мертвых сучьев хорошая (до 15%). В контроле ЖС лиственницы оценено как «здоровое», причем коэффициент ЖС значительно превосходил таковой на отвалах (85,0 и 55% соответственно), стволы хорошо очищались от мертвых сучьев (3–5% мертвых сучьев в кроне), степень повреждения хвои не превышала 5%, однако деревья имели плохо сформированные кроны (всего 50–60% нормы) [32].

В городе Кемерово (основные загрязнители – диоксид азота, диоксид серы, оксид углерода и взвешенные вещества от промышленных предприятий, теплоэнергетики и автотранспорта) наблюдалось ухудшение ЖС деревьев: снижались доля живых ветвей в кроне, степень облиственности, доля живых листьев в кроне, доля живой площади листа. Угнетение древесных растений в большей степени выражено в примагистральных посадках и в районах с высокой техногенной нагрузкой. Наиболее угнетены липа (ЖС ухудшалось в среднем по городу на 16% в скверах и на 19% в примагистральных посадках) и сирень (на 13 и 15% соответственно). Установлена прямая корреляционная связь между ЖС древесных растений и интенсивностью фотосинтеза, а также между ЖС и комплексным показателем загрязнения атмосферы [28].

На основе морфологических параметров (степень дефолиации крон, пожелтение хвои, количество шишек, прирост побегов разного возраста, форма кроны) оценено ЖС лесных культур сосны обыкновенной в пригородной зоне г. Усть-Илимска, где основными загрязняющими веществами, выбрасываемыми в окружающую среду от Усть-Илимского лесопромышленного комплекса, являются диоксид серы, сероводород, диоксид азота, оксид углерода, сероводород, нефтепродукты, фенол, лигнин, скипидар, формальдегид, диметилсульфид, метилмеркаптан, метанол, таловое масло. Показано, что деревья в условиях загрязнения находились в ослабленном состоянии, наблюдалось снижение длины, массы и срока жизни хвои, отмечалось появление точечных и апикальных некрозов, снижался прирост побегов, прирост деревьев в высоту и по диаметру [27].

II. Адаптивные реакции и стратегии растений к техногенезу

АДАПТИВНЫЕ РЕАКЦИИ

Каждая биосистема для существования в природе должна противопоставить воздействию внешней среды достаточное разнообразие соответствующих реакций. Принцип множественного обеспечения биологически необходимых функций является чрезвычайно важным для увеличения уровня гомеостаза [35]. Чем

большее число механизмов адаптации используется растением одновременно на самых разных уровнях, тем более устойчив организм к действию токсических ингредиентов [51]. Стресс не обязательно негативен для деревьев, но может вместо этого вызвать повышенную устойчивость к этому же и другим стрессам. Кратковременная стрессовая реакция может не совпадать с длительным изменением ЖС деревьев, поэтому изменения должны интерпретироваться с учетом их долгосрочных последствий [84].

Адаптивные реакции, возникающие в ответ на действие факторов окружающей среды, характеризуют изменчивость метаболизма и устойчивость растений в экстремальных условиях. Адаптационные процессы протекают на всех уровнях организации живого – от цитогенетического до экосистемного. На уровне организма механизмы адаптации, свойственные клетке, дополняются новыми, отражающими взаимодействие органов в целом растении. В процессе жизнедеятельности биометрические параметры испытывают колебания, определяемые как внутренними, так и внешними факторами. Регуляторные гомеостатические механизмы обеспечивают низкий уровень этих колебаний. При воздействиях, превышающих границы толерантной зоны, в биосистеме развивается комплекс физиологических и биохимических изменений. Комплекс изменений, происходящих в живой системе, отражает ее переход из состояния, поддерживаемого гомеостатическими механизмами, в новое квазистационарное стрессовое состояние. Биотипическая, возрастная и модификационная неоднородность популяций выступает в качестве адаптивного полиморфизма на разных уровнях организации. Важнейшими механизмами являются изменения популяционной структуры вида, в результате которых большее представительство в популяции приобретают особи, обладающие наибольшей резистентностью к действию конкретного токсического фактора [11, 30, 41].

Вопросам изучения адаптаций растений, в том числе и древесных, к техногенному загрязнению посвящена обширная литература. Выделен целый комплекс адаптаций к техногенным воздействиям – от биохимических, клеточных, анатомических до экосистемных [30]. Как правило, исследователи изучают адаптации растительных организмов на каком-то одном, наиболее интересующем исследователя структурно-функциональном уровне иерархии растительного организма. Обычно отдельно рассматриваются морфологические, или физиологические, или анатомические и т. д. изменения листа.

Древесные растения имеют специальные механизмы для преодоления повреждений, вызванных стрессами окружающей среды. Но ситуация осложняется, когда возникают множественные стрессы. Механизмы, действующие против одного фактора стресса, не

обязательно аналогичны механизмам противодействия множественным стрессам. Реакция растения может отличаться, когда два или более стресса возникают последовательно или одновременно [65]. Биотические и абиотические стрессы влияют на рост, развитие и продуктивность растений. Чтобы справиться с этими стрессами, растение «разрабатывает» определенные эффективные стратегии, которые позволяют им адаптироваться – избегать или переносить стрессы. Такие стратегии адаптации реализуются на морфологическом, анатомическом, биохимическом и молекулярном уровнях. Эпигенетическая память, инактивация активных форм кислорода, накопление растительных гормонов, изменение окислительно-восстановительного статуса и неорганических ионных потоков, системная приобретенная устойчивость являются некоторыми из модификаций/механизмов, используемых растениями для адаптации и защиты от стрессов окружающей среды. «Омиксные» технологии позволяют выявить генетические факторы в основе стрессовой реакции и адаптации растений, которые могут быть использованы для исследования сложного метаболического взаимодействия между растениями и стрессовой средой [73].

При воздействии экологических стрессов древесные растения должны перераспределять энергию таким образом, чтобы обеспечить адаптацию к стрессу, но также поддерживать рост и производительность. Для достижения этих жизненно важных целей растение реагирует изменением многих метаболических процессов, контролирующих фотосинтез, ионный гомеостаз и сигнальные функции гормонов растений, которые могут изменять экспрессию генов. Эти реакции обычно проявляются как на фенотипическом, так и на генотипическом уровнях [108].

Долгосрочное воздействие загрязнителей воздуха ведет к увеличению накопления фенольных соединений в эпидермисе, в ассимиляционных клетках мезофилла (как в палисадной, так и в губчатой паренхиме) и в тканях сосудов. Усиленное накопление фенолов и лигнина считается одной из наиболее распространенных реакций растений на стресс [74, 117].

Анализ литературных данных, посвященных адаптациям растений к техногенезу, позволил выделить ряд наиболее общих адаптивных реакций на усиленные степени промышленного загрязнения, принятых в дендрозкологии как «классические»: усиление ксероморфности хвои/листа (уменьшение макроморфологических при увеличении микроморфологических параметров); подавление водного обмена хвои/листа (уменьшение интенсивности транспирации и дефицита водного насыщения, увеличение относительного содержания воды в листе); подавление фотосинтеза через пигментную систему (уменьшение содержания хлорофилла *a* при компенсаторном увеличении хло-

рофилла *b* и каротиноидов, уменьшение соотношения «Хл. *a*/Хл. *b*» и увеличение соотношения «(Хл. *a* + Хл. *b*)/Каротиноиды»); уменьшение корненаасыщенности почвы и ограничение переноса токсикантов от корней к побегам; снижение годичного радиального прироста стволовой древесины; снижение габитуальных параметров дерева (уменьшение густоты кроны, увеличение повреждения хвои/листьев, появление в кроне сухих ветвей); ухудшение ЖС древостоев; сокращение длительности онтогенетических периодов и более раннее наступление старения древостоев и др.

Обширная литература посвящена адаптивным реакциям растений к тяжелым металлам. Некоторые растения толерантны к металлам благодаря либо их отторжению, либо их накоплению в старых листьях. Некоторые растения (гипераккумуляторы) переносят до четырехкратно более высокие концентрации металлов, включая алюминий, кадмий, медь, свинец, никель и цинк, чем могут вынести обычные растения [78]. Высокая толерантность к токсичности тяжелых металлов может основываться либо на снижении их поглощения, либо на увеличении их внутреннего связывания. Возможны связывание тяжелых металлов с клеточной стенкой, их иммобилизация, отторжение плазматической мембраной, удаление, связывание внутри вакуоли, уменьшение переноса, комплексообразование, хелатирование, компартментализация, а также активация механизмов стрессового ответа, таких как индукция стрессовых белков. Преобладающим механизмом толерантности и детоксикации является хелатирование металла внутриклеточными комплексообразователями, такими как органические кислоты, глутатион и другие цистеин-содержащие молекулы [67–69, 79, 85, 87, 95, 103, 105, 109].

В условиях стресса, вызванного металлами, в растительных клетках повышается продукция активных форм кислорода. Для противодействия им растения имеют эффективную систему ферментативных и неферментативных антиоксидантов, которая может регулироваться в соответствии с условиями окружающей среды [96, 106, 116]. Компоненты антиоксидантной защиты, включающие глутатион и аскорбат, аскорбатпероксидазу, супероксиддисмутазу, каталазу, пероксидазоксины, обеспечивают трансформацию активных форм кислорода в воду и кислород. Кроме того, такие антиоксиданты, как глутатион и другие тиолы, каротиноиды, флавоноиды, токоферол, аскорбиновая, мочевиная и липоевая кислоты, пролин и некоторые другие аминокислоты, полиамины и различные фенольные соединения, непосредственно осуществляют детоксикацию металлов. Так, глутатион может образовывать комплексы с несколькими металлами и металлоидами и является важнейшим компонентом клеточного окислительно-восстановительного баланса [66, 68, 70, 72, 76, 86, 104, 107, 119, 120].

В растительных клетках вакуоль обычно считают основным местом изоляции токсикантов, в том числе металлов [105]. Например, кадмий индуцирует синтез фитохелатинов и переносится в вакуоль не только антипортом Cd/H, но и в составе комплексов Cd-фитохелатин АТФ-зависимым переносчиком фитохелатинов [102].

Альтернативная стратегия контроля уровня токсичного металла в клетке включает активное удаление его ионов через плазматическую мембрану, но имеется очень мало прямых доказательств наличия такого процесса в растительных системах.

Растения, использующие стратегию «отторжения», могут избегать чрезмерного поглощения ионов металла ограничением его переноса от корней к побегам. Например, у многих видов растений устойчивость к кадмию основана на том, что корни накапливают ионы металла и тем самым предотвращают перенос кадмия в побег. Некоторые толерантные растения могут удерживать ионы тяжелых металлов в клеточных стенках путем образования комплексов их компонентов с такими ионами [89, 92, 99, 111, 118, 122]. Так, снижению поглощения Ni способствуют Ni-хелатирующие гистидин и цитрат [101].

Также растения могут осажждать токсиканты путем увеличения рН ризосферы или путем выделения анионов, таких как фосфат [113]. Толерантность к наводнениям у древесных растений коррелирует со способностью к регенерации корней и конверсией токсинов, образующихся в почве, в менее токсичные соединения путем окисления ризосферы и увеличения количества гиббереллинов и цитокининов, синтезированных корнями [84]. Выявлены видоспецифические реакции корневых систем на условия окислительно-восстановительных процессов в почве: в зависимости от изменения скорости удлинения корней при снижении окислительно-восстановительного потенциала вид может быть охарактеризован как чувствительный или толерантный к данному фактору [100]. Тонкие мелкие корни различаются по порядкам и видам в зависимости от осаднения азота и количества осадков, и эти различия отражают стратегии выживания подземных частей растения [121].

Адаптивные стратегии

Древесное растение, в отличие от травянистого, представляет из себя сложную «многоэтажную конструкцию», каждый из «этажей» которой, несмотря на общую целостность системы, проявляет относительную независимость. Эта относительная независимость выражается в многообразии адаптивных реакций к промышленному загрязнению или степеней их проявления. Кроме того, они проявляются по-разному у разных древесных видов. Таким образом, каждый древесный вид как целостный организм характеризу-

ется определенной адаптивной стратегией к тому или иному виду техногенной нагрузки, и такая стратегия реализуется комплексом относительно независимых адаптивных реакций (анатомических, физиологических, биохимических, габитуальных и т. д.) на разных уровнях организации растения.

Реализация той или иной адаптивной стратегии зависит от адаптивного потенциала вида. Собственно, адаптивная стратегия является «зеркальным отражением» адаптивного потенциала. Адаптивный потенциал древесных растений – комплекс адаптивных реакций, обеспечивающих приспособляемость растений к экстремальным условиям среды. В основе адаптивного потенциала лежат изменчивость, устойчивость и экологическая пластичность видов. Под устойчивостью понимается способность организмов сохранять жизненно важные функции и процессы на определенном уровне и при этом по возможности исключить их резкие колебания. Устойчивость является результатом сочетания и интеграции совокупности приспособительных реакций (анатомических, физиологических, биохимических, габитуальных, фенологических, анабиотических, регенерационных, популяционных и ценологических) и не может быть сведена только к одной из них. Экологическая пластичность, напротив, определяется как проявление максимально возможных колебаний того или иного показателя растений без ущерба для организма – в пределах нормы реакции. Выявление степени изменчивости всех процессов на различных уровнях организации в экстремальных условиях и выявление взаимозависимостей между этими показателями дает возможность оценить реализуемую часть адаптивного потенциала древесных растений, а оценка влияния стрессовых факторов на уровень перестройки процессов организма дает понимание механизмов, обеспечивающих реализацию адаптивных стратегий растений [30, 31, 41].

Когда идет речь о стратегиях растительных организмов, принято рассматривать известную систему экологических стратегий Раменского-Грайма [44, 75], где биоценологические типы растений разделяются на виолентов, пациентов и эксплерентов. В основу системы положено «поведение» видов в отношении широкого спектра эколого-ценологических ситуаций. В классификации систем адаптивности растений наиболее распространены два подхода – классификация жизненных форм как адаптационных морфофизиологических комплексов, отражающих разные варианты экологической среды [49], и классификация типов эколого-фитоценологических стратегий [37, 58], представляющих выражение способа выживания растений в различных экологических и ценологических условиях. Отнесение вида к конкретному типу адаптивной стратегии основывается на ценологических, общебиологических и морфологических изменениях, например,

динамика численности популяции [54], скорость накопления биомассы [75], распределение материально-энергетических ресурсов растений между процессами поддержания жизнедеятельности и воспроизводством [77, 93], степень совпадения фундаментальной и реализованной ниши [42] и т. д.

Отличительным направлением является система адаптивности растений к разным местообитаниям через особенности их функционирования, то есть способности выживать, используя различные морфологические, физиологические и биохимические механизмы. Объектом классификации является все многообразие первичных адаптивных реакций на условия обитания – от молекулярно-биологических до онтогенетических. Совокупность частных первичных адаптивных реакций складывается из видоспецифичных комбинаций и множества возможных первичных адаптивных реакций на действие тех или иных факторов среды [58].

Широкое распространение получила методика вычисления «Индекса толерантности» к промышленному загрязнению воздуха, которая основана на вычислении коэффициента толерантности с использованием таких физиологических показателей, как содержание аскорбиновой кислоты в листьях, содержание общего хлорофилла, рН листового экстракта и относительное содержание воды в листьях. Некоторые авторы модифицируют эту методику, добавляя в формулу вычисления индекса толерантности дополнительные физиологические параметры, которые на их взгляд являются чувствительными к промышленному загрязнению. Однако прослеживается значительная противоречивость получаемых данных как при сравнении с результатами других авторов, так и в пределах собственных исследований. Как правило, по отношению к одному и тому же источнику загрязнения у видов выявляются значительные перепады индекса толерантности по мере приближения от контроля к источнику, что не дает возможности установить четкую тенденцию [62, 63, 71, 81–83, 88, 90, 94, 114].

Если учесть, что древесные растения (имеются в виду уже сформировавшиеся приспевающие, спелые и перестойные древостои) по определению являются виолентами (в силу их положения и средообразующей роли в образуемом фитоценозе), возникает вопрос, какова же их адаптивная стратегия к новому для них (в историческом плане) техногенному фактору при естественно сложившемся и уже привычном для них фитоценологическом факторе (то есть без учета техногенеза)?

Подход к систематизации этого вопроса, но не для отдельного вида, а для совокупности разных видов растений, предложен В.К. Жировым и соавт. [18]. Авторами рассмотрен вопрос о взаимодействии струк-

тур различных уровней организации растительного организма при формировании адаптивных реакций к промышленному загрязнению. Ими предложена степень независимости или согласованности отдельных структур иерархий в условиях, далеких от экологического оптимума, определять пассивной или активной стратегией адаптивного ответа организма и надорганизменных структур. При оценке изменчивости структур различных иерархий в градиенте техногенного воздействия в аспекте вариаций уровня их интегрированности ими предложены три типа реакций: 1) активизация процессов энергообмена при снижении целостности на всех уровнях; 2) снижение уровня энергообмена при возрастании целостности структур всех уровней и падении их устойчивости; 3) дальнейшее падение уровня энергообмена при снижении целостности структур всех иерархий.

Как видно из приведенного анализа, в литературных источниках практически не акцентируется внимание на том, что разного рода адаптации (анатомические, физиологические, биохимические, габитуальные и т. д.) к промышленному загрязнению на различных уровнях организации растения могут носить многообразный характер (то есть отличаться от принятой «классической» адаптации на то или иное воздействие). При этом авторы упускают из виду необходимость связать в единую систему эти многообразные адаптивные реакции. Малочисленны подходы к разработке классификации адаптивных стратегий растительных организмов к техногенезу.

Анализ совокупности современных подходов к определению и выявлению адаптивных стратегий к техногенному фактору позволил разработать авторский подход к данному вопросу, основанный на материалах собственных многолетних исследований [55]. Представляется целесообразным рассматривать адаптивную стратегию древесного вида к техногенному фактору как степень согласованности относительно независимых (разнонаправленных) адаптивных реакций (биохимических, физиологических, анатомических, морфологических, габитуальных и т. д.), совокупно проявляющихся на всех иерархических структурно-функциональных уровнях организации древесных растений популяции. На основании современных представлений об адаптивных реакциях организма, стрессе и толерантности, предложено различать следующие адаптивные реакции древесных растений к действию техногенного фактора:

- стрессовые: при низком адаптивном потенциале адаптивные реакции направлены на активное ограничение влияния стрессового фактора, при этом тратятся значительные энергетические ресурсы;
- умеренно-стрессовые: незначительное или недостаточное проявление адаптивных реакций, направленных на ограничение влияния стрессового фактора;

- нейтральные: отсутствие реакций при влиянии стрессового фактора;

- умеренно-толерантные: возрастающий адаптивный потенциал позволяет незначительно или недостаточно усиливать процессы роста и развития, несмотря на давление стрессового фактора;

- толерантные: высокий адаптивный потенциал позволяет быть не восприимчивым к стрессовому фактору, не расходовать энергию на ограничение его влияния и без вреда усиливать процессы роста и развития.

Отнесение того или иного рассматриваемого параметра к конкретной адаптивной реакции принимается на основе степени и достоверности его изменения под действием стрессирующего фактора. Итоговая адаптивная стратегия определяется как мода совокупности адаптивных реакций, а количественная оценка степени согласованности адаптивных реакций проводится с использованием коэффициентов меры разнообразия: для описания степени согласованности в пределах иерархических уровней лучше всего подходит коэффициент равномерности, а между иерархическими уровнями – среднее квадратическое отклонение. Чем больше иерархических уровней организации будет вовлечено в оценку, тем больше будут выражены мода, коэффициент меры разнообразия и адаптивная стратегия древесного вида. В целом, чем толерантнее адаптивная стратегия вида, тем выше его адаптивный потенциал и успешнее его существование в условиях стрессирующего фактора.

Разработанные методические подходы позволили оценить адаптивные стратегии и адаптивный потенциал лесовосстановителей Предуралья к нефтехимическому загрязнению на примере Уфимского промышленного центра [56]: сосна, лиственница и дуб характеризуются «толерантной» адаптивной стратегией и высоким адаптивным потенциалом, липа характеризуется «стрессовой» адаптивной стратегией и низким адаптивным потенциалом, ель и береза характеризуются «нейтральной» адаптивной стратегией и средним адаптивным потенциалом. Для каждого древесного вида показана относительная независимость адаптивных реакций на каждом иерархическом структурно-функциональном уровне и относительная независимость адаптивных реакций между иерархическими уровнями. У всех видов наибольшей степенью согласованности адаптивных реакций в пределах иерархических уровней характеризуются показатели ЖС древостоев и морфология корневых систем, наименьшей – параметры водного обмена хвои/листьев. По степени согласованности адаптивных реакций между иерархическими уровнями древесные виды образуют ряд уменьшения: береза > липа > лиственница > ель > сосна > дуб.

Заключение

В отличие от морфологии и физиологии хвои и листьев, морфологии корневых систем и дендрохронологических характеристик, показатели ЖС древостоев не проявляют адаптивный полиморфизм, неспецифические реакции отсутствуют, и наблюдается однозначное ухудшение ЖС древостоев вне зависимости от древесного вида и типа загрязнения [4, 6, 7, 10, 20, 21, 27–29, 32, 43, 48, 50, 57, 64, 80, 110, 115]. Однако степень ухудшения во многом зависит от древесного вида и типа загрязнения. ЖС древостоев является наиболее точным и понятным показателем, характеризующим влияние техногенеза на древостой, поскольку в методическом плане является комплексной оценкой как габитуальных, так и лесотаксационных параметров всего фитоценоза. Следует отметить стремительное развитие методического аппарата оценки ЖС древостоев и переход от упрощенных схем только визуальной оценки к интегрированию качественных и количественных параметров древостоев.

Промышленное загрязнение как новый для растений в историческом плане фактор вызывает необходимость разработки вопросов, связанных с адаптивными стратегиями видов к техногенезу, в основе которых лежит адаптивный потенциал видов. Адаптивный потенциал древесных растений складывается из изменчивости, экологической пластичности и устойчивости на различных структурно-функциональных уровнях организации. Обеспечение гомеостаза растений при развитии в условиях техногенеза сопровождается неизбежными флуктуациями показателей на различных уровнях организации, при этом величина максимальных флуктуаций определяет экологическую пластичность, а минимальные величины флуктуаций служат показателем устойчивости вида [31]. Таким образом, адаптивная стратегия представляет собой реализованную часть адаптивного потенциала вида и характеризуется широким адаптивным полиморфизмом, проявляющимся комплексом специфических и неспецифических адаптивных реакций (а также степенью их изменчивости и степенью взаимозависимости между ними), протекающих на всех уровнях организации живого – от цитогенетического до экосистемного. Здесь также следует отметить стремительное развитие методического аппарата и переход от эколого-ценотических стратегий к оценке адаптивных стратегий видов к техногенезу. Предложены методические подходы, учитывающие как сумму вертикальных и горизонтальных связей всего фитоценоза, так и сумму только вертикальных связей одного конкретного древесного вида.

Широко применяемая методика вычисления индекса толерантности видов к промышленному загрязнению довольно часто используется в качестве критерия устойчивости и подбора видов для озеленения, однако индекс дает противоречивые результаты, не в

полной мере отражает чувствительность физиологических параметров к уровню загрязнения, и прямая зависимость между этими параметрами отсутствует. Следовательно, применимость данной методики для оценки адаптивных реакций и стратегий древесных видов к техногенезу вызывает сомнения.

Следует отметить, что зарубежные исследователи довольно часто оперируют понятием «адаптивная стратегия» при обсуждении реакций какого-то конкретного параметра (группы параметров) или органа в ответ на внешнее воздействие. На наш взгляд, в данных случаях корректнее использовать термин «адаптивная реакция», так как речь идет о реакциях только на одном определенном структурно-функциональном уровне организации растительного организма, в то время как «адаптивная стратегия» подразумевает совокупное использование всех имеющихся защитно-приспособительных механизмов, складывающихся из комплекса относительно независимых адаптивных реакций на всех структурно-функциональных уровнях организации растительного организма – то есть всего растения в целом.

Следует отметить и ряд проблем, решение которых позволит более детально оценивать влияние техногенеза на древесные растения:

- фрагментарность исследований: оценка влияния техногенеза на один определенный орган (как правило, ассимиляционный аппарат вследствие его доступности и тесный контакт с окружающей средой) или ограниченную группу параметров или процессов;
- малочисленность работ с оценкой эффектов в их развитии, включая динамику вегетационного периода и многолетнюю динамику;
- простое описание выявленного эффекта без оценки сути адаптивной реакции и ее направленности;
- отсутствие увязки множества выявленных эффектов в единую адаптивную схему;
- ошибочная подмена понятия «адаптивная стратегия» выявленными «адаптивными реакциями»;
- необходимость перехода от анализа видоспецифических адаптивных реакций (на отдельных уровнях структурно-функциональной организации) к комплексной оценке адаптивных стратегий древесных видов (как единого целого организма) на тот или иной вид техногенного загрязнения с вовлечением в оценку как можно большего числа иерархических уровней организации (от морфологии и физиологии корневых систем до морфологии и физиологии хвои/листьев);
- в публикациях мало внимания уделено, на наш взгляд, разработке методических подходов к оценке адаптивного потенциала растений к техногенезу и разработке классификации адаптивного потенциала. На сегодняшний день имеется определение адаптивного потенциала и его общая характеристика (высо-

кий-средний-низкий), однако необходима детальная количественная и качественная оценка этого термина.

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 № 20-14-50218-Экспансия.

Funding. The reported study was funded by RFBR, project number 20-14-50218.

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. Авдеева АВ, Кузьмичев ВВ. Влияние городской среды на состояние природных лесов. Экология. 1997;(4):248-52.
2. Автухович ИЕ, Ягодин БА. Деревья как индикаторы экологически неблагоприятных условий крупного мегаполиса. Известия ТСХА. 2000;1:180-3.
3. Алексеев ВА. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем. В кн.: Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука; 1990. С. 38-54.
4. Аминова КЗ. Эколого-биологическая характеристика дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях техногенного загрязнения (на примере Уфимского промышленного центра) (диссертация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 2016.
5. Антипов ВГ. Устойчивость древесных растений к промышленным газам. Минск: Наука и техника; 1979.
6. Ахмадуллин РШ. Эколого-биологическая характеристика ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях Уфимского промышленного центра (диссертация). Оренбург: ГОУ ВПО ОГПУ; 2014.
7. 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.
8. Бурда РИ. К вопросу об антропогенной трансформации флоры. Украинский ботанический журнал. 1996;53(1-2):26-31.
9. Бухарина ИЛ, Поварничина ТМ, Ведерников КЕ. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде. Ижевск: ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА; 2007.
10. Васильева КА. Эколого-биологические особенности клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в условиях техногенного загрязнения (диссертация). Уфа: ИБ УНЦ РАН; 2011.
11. Веселова ТВ, Веселовский ВА, Чернавский ДС. Стресс у растений (биофизический подход). М.: Издательство МГУ; 1993.
12. Власенко ВЭ, Менщиков СЛ, Махнев АК. Состояние и устойчивость хвойных лесов в условиях аэротехногенного загрязнения на Среднем Урале. Экология. 1995;(3):193-6.
13. Гетко НВ. Растения в техногенной среде: Структура и функция ассимиляционного аппарата. Минск: Наука и техника; 1989.
14. Горышина ТК. Растения в городе. Л.: ЛГУ, 1991.
15. ГОСТ Р 57973-2017. Санитарная безопасность в лесах. Термины и определения. М.: Стандартинформ; 2017.
16. Гришко ВН, Плюто КБ, Столяренко ЗН. К методике оценки состояния древесных растений в условиях городской среды. В кн.: Роль ботаничних садів в зеленому будівництві міст, курортних та рекреаційних зон: Матеріали міжнародної конференції, присвяченої 135-річчю Ботанічного саду ОНУ ім. І.І. Мечникова. Одеса: Латстар; 2002. С. 126-31.
17. Гродзинский ДМ. Надежность растительных систем. Киев: Наукова думка; 1983.
18. Жиров ВК, Хаитбаев АХ, Говорова АФ, Гонтарь ОБ. Взаимодействия структур различных уровней организации и адаптационные стратегии растений. Вестник МГТУ. 2006;9(5):725-8.
19. Завадский КМ. Вид и видообразование. Л.: Наука; 1968.
20. Зайцев ГА, Кулагин АЮ. Сосна обыкновенная и нефтехимическое загрязнение. Дендрэкологическая характеристика, адаптивный потенциал и использование. М.: Наука; 2006.
21. Зайцев ГА, Кулагин АЮ, Уразгильдин РВ, Дубровина ОА, Логвинов КВ, Афанасов НА, Чабан АН, Шайнуров РИ, Тагирова ОВ, Ами-

- нева КЗ. Относительное жизненное состояние древесных насаждений в условиях промышленного загрязнения. Известия Уфимского научного центра РАН. 2017;(2):63-8.
22. Ильин ВБ. Тяжелые металлы в системе почва-растение. Новосибирск: Наука; 1991.
 23. Илькун ГМ. Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наукова думка; 1978.
 24. Кабата-Пендиас А, Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир; 1989.
 25. Калинин ВА, Крюк ВИ, Луганский НА, Шавнин СА. Модель оценки состояния пораженных древостоев. Экология. 1991;(3):21-8.
 26. Ковалев ПВ, Попов АИ, Сараджишили КГ, Острянин АВ. Использование дендроиндикации для экологического мониторинга в районе г. Боржоми. В кн.: Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. Свердловск: УрО АН СССР; 1990. С. 80-1.
 27. Ковылина ОП, Зарубина ИА, Ковылин АН. Оценка жизненного состояния сосны обыкновенной в зоне техногенного загрязнения. Хвойные boreальной зоны. 2008;25(3-4):284-9.
 28. Колмогорова ЕЮ. Видовое разнообразие и жизненное состояние древесных и кустарниковых растений в зеленых насаждениях города Кемерово (диссертация). Томск: Томский государственный университет; 2005.
 29. Кулагин АЮ, Гиниятуллин РХ, Уразгильдин РВ. Средостабилизирующая роль лесных насаждений в условиях Стерлитамакского промышленного центра. Уфа: Гилем; 2010.
 30. Кулагин ЮЗ. Индустриальная дендрэкология и прогнозирование. М.: Наука; 1985.
 31. Кулагин АА. Реализация адаптивного потенциала древесных растений в экстремальных лесорастительных условиях (диссертация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 2006.
 32. Кулагин АА, Зайцев ГА. Лиственница Сукачева в экстремальных лесорастительных условиях Южного Урала. М.: Наука; 2008.
 33. Курбатова АС, Башкин ВН, Касимов НС. Экология города. М.: Научный мир; 2004.
 34. Мак Кленахен ДжР. Изменения в лесном сообществе в связи с загрязнением воздуха. В кн.: Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 1. Таллин: АН ЭССР; 1982. С. 79-96.
 35. Маслов СП. Ограничения возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода. В кн.: Уровни организации биологических систем. М.: Наука; 1980. С. 8-19.
 36. Медведев ВА, Тарабрин ВП. Хемотолерантность высших растений и пути ее эволюции. В кн.: Антропо-толерантность наземных биоценозов и прикладная экология. Таллин: АН ЭССР; 1977. С. 143-6.
 37. Миркин БМ, Наумова ЛГ. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем; 2012.
 38. Неверова ОА, Колмогорова ЕЮ. Древесные растения и урбанизированная среда: экологические и биотехнологические аспекты. Новосибирск: Наука; 2003.
 39. Николаевский ВС. Экологическая оценка загрязнения среды и состояния наземных экосистем методами фитоиндикации. М.: МГУЛ; 1998.
 40. Оскворидзе ТД. Анатомическое строение листьев и хвои основных лесобразующих пород. Тбилиси: Мицнерба; 1975.
 41. Пахомова ВМ. Основные положения современной теории стресса и неспецифический адаптационный синдром у растений. Цитология. 1995;(1):66-91.
 42. Работнов ТА. Фитоценология. 3-е изд. М.: МГУ; 1992.
 43. Радостева ЭР. Эколого-биологическая характеристика насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth) при лесной рекультивации отвалов горнодобывающей промышленности (Республика Башкортостан) (диссертация). Уфа: ИБ УНЦ РАН; 2011.
 44. Раменский ЛГ. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз; 1938.
 45. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир; 1979.
 46. Рутковский ИВ. Биоэлектрическая активность тополей разного физиологического состояния в суточном и сезонном ритмах. Лесоведение. 1973;(1):51-7.
 47. Сарбаева ЕВ. Эколого-физиологические адаптации различных декоративных форм туи западной в городских условиях. В кн.: Современные аспекты экологии и экологического образования. Казань; 2005. С. 162-4.
 48. 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.
 49. Серебрякова ТИ. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм. М.: Наука; 1971.
 50. Скотников ДВ. Дендрэкологическая характеристика ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях нефтехимического загрязнения (Уфимский промышленный центр) (диссертация). Уфа: ИБ УНЦ РАН; 2007.

51. 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.
52. Тимофеев-Ресовский НВ, Гинтер ЕК, Иванов ВИ. О некоторых проблемах и задачах феногенетики. В кн.: Проблемы экспериментальной биологии: сборник статей. М.: Наука; 1977. С. 186-95.
53. Турмухаметова Н.В. Особенности морфогенеза побегов и феноритмов *Betula pendula* Roth и *Tilia cordata* Mill. в условиях городской среды (диссертация). Новосибирск: ЦСБС СО РАН; 2005.
54. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс; 1980.
55. Уразгильдин РВ. Классификация адаптивных стратегий древесных растений к техногенному загрязнению (на примере липы сердцевидной *Tilia cordata* Mill.). Аграрная Россия. 2009; Специальный выпуск:205-9.
56. Уразгильдин РВ. Лесообразующие виды Предуралья в условиях техногенеза: сравнительная эколого-биологическая характеристика, видо-специфичность, адаптивные реакции, адаптивные стратегии (диссертация). Екатеринбург: УГЛТУ; 2021.
57. Уразгильдин РВ. Эколого-биологическая характеристика тополей в условиях загрязнения окружающей среды (на примере Уфимского промышленного центра) (диссертация). Уфа: БашГУ; 1998.
58. Усманов ИЮ, Рахманкулова ЗФ, Кулагин АЮ. Экологическая физиология растений: учебник. М.: Логос; 2001.
59. Флейшман БС. Элементы теории потенциальной эффективности сложных систем. 2-е изд. Смоленск: Ойкумена; 2008.
60. Фролов АК. Изменение фотосинтетического аппарата некоторых растений в условиях городской среды. В кн.: Газоустойчивость растений. Новосибирск: Наука; 1980. С. 172-7.
61. Ярмишко ВТ, Лянгузова ИВ, редакторы. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ; 2002.
4. Amineva KZ. [Ecological and biological characteristic of oak (*Quercus robur* L.) in conditions of technogenic pollution (on the example of the Ufa industrial center) (dissertation)]. Tolyatti: IEVB RAN; 2016. (In Russ.)
5. Antipov VG. [Stability of Woody Plants to Industrial Gases]. Minsk: Nauka i Tekhnika; 1979. (In Russ.)
6. Akhmadullin RSh. [Ecological and biological characteristics of willow (*Salix alba* L.) in the conditions of the Ufa Industrial Center (dissertation)]. Orenburg: GOU VPO OGPU; 2014. (In Russ.)
7. 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.)
8. Burda RI. [On anthropogenic transformation of flora]. Ukrainskiy Botanicheskiy Zhurnal. 1996;53(1-2):26-31. (In Russ.)
9. Bukharina IL, Povarnitsina TM, Vedernikov KE. [Ecological and Biological Features of Woody Plants in an Urbanized Environment]. Izhevsk: FGOU VPO Izhevskaya GSKHA; 2007. (In Russ.)
10. Vasilyeva KA. [Ecological and Biological Features of Maple (*Acer platanoides* L.) under Conditions of Technogenic Contamination (dissertation)]. Ufa: IB UNTS RAN; 2011. (In Russ.)
11. Veselova TV, Veselovskiy VA, Chernavskiy DS. [Plants Stress (Biophysical Approach)]. Moscow: Izdatelstvo MGU; 1993. (In Russ.)
12. Vlasenko VE, Menshchikov SL, Makhnev AK. [Condition and stability of coniferous forests under conditions of aerotechnogenic pollution in the Middle Urals]. Ekologiya. 1995;(3):193-6. (In Russ.)
13. Getko NV. [Plants in the Technogenic Environment: Structure and Function of the Assimilation Apparatus]. Minsk: Nauka i Tekhnika; 1989. (In Russ.)
14. Goryshina TK. [Plants in a City]. Leningrad: LGU, 1991. (In Russ.)
15. GOST R 57973-2017. [Sanitary Safety in Forests. Terms and Definitions]. Moscow: Standartinform; 2017. (In Russ.)
16. Grishko VN, Plyuto KB, Stolyarenkova ZN. [On the method of assessing the state of woody plants in the urban environment condition]. In: Rol Botanichnikh Sadiv v Zelenomu Budivnitstvi Mist, Kurortnikh ta Rekreatsiynikh Zon: Materiali Mizhnarodnoï Konferentsii, Prisyachenoï 135-rRchchu Botanichno-

Общий список литературы/Reference List

1. Avdeyeva AV, Kuzmichev VV. [Impact of the urban environment on natural forests condition]. Ekologiya. 1997;(4):248-52. (In Russ.)
2. Avtukhovich IYe, Yagodin BA. [Trees as indicators of environmentally disadvantaged conditions of a large megalopolis]. Izvestiya TSKHA. 2000;1:180-3. (In Russ.)
3. Alekseyev VA. [Some issues of diagnosis and classification of pollution-damaged forest ecosys-

- go Sadu ONU im. I.I. Mechnikova. Odesa: Latstar; 2002. P. 126-31. (In Russ.)
17. Grodzinskiy DM. Nadiozhnost Rastitelnykh Sistem. [Reliability of Plant Systems]. Kiev: Naukova Dumka; 1983. (In Russ.)
 18. Zhironov VK, Khaitbayev AKh, Govorova AF, Gontar OB. [Interactions of structures of different levels of organization and adaptation strategies of plants]. Vestnik MGTU. 2006;9(5):725-8. (In Russ.)
 19. Zavadskiy KM. Vid i Vidoobrazovaniye. [Species and Speciation]. Leninbgrad: Nauka; 1968. (In Russ.)
 20. Zaytsev GA, Kulagin AYu. Sosna Obyknovennaya i Neftekhimicheskoye Zagriazneniye. Dendrologicheskaya Kharakteristika, Adaptivnyi Potentsial i Ispolzovaniye. [Scotch Pine and Oil Pollution. Dendroecological Characteristic, Adaptive Potential and Use]. Moscow: Nauka; 2006. (In Russ.)
 21. Zaytsev GA, Kulagin AYu, Urazgildin RV, Dubrovina OA, Logvinov KV, Afanasov NA, Chaban AN, Shaynurov RI, Tagirova OV, Amineva KZ. [Relative vital state of tree plantations in industrial pollution conditions]. Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 2017;(2):63-68. (In Russ.)
 22. Ilyin VB. Tiazholiye Metally v Sisteme Pochva-Rasteniye. [Heavy Metals in the Soil-Plant System]. Novosibirsk: Nauka; 1991. (In Russ.)
 23. Ilkun GM. Zagriazniteli Atmosfery i Rasteniya. [Pollutants of Atmosphere and Plants]. Kiyev: Naukova dumka; 1978. (In Russ.)
 24. Kabata-Pendias A, Pendias KH. Mikroelementy v Pochvakh i Rateniyakh. [Trace Elements in Soils and Plants]. M.: Mir; 1989. (In Russ.)
 25. Kalinin VA, Kryuk VI, Luganskiy NA, Shavnin SA. [A model for assessing the condition of affected forest stands]. Ekologiya. 1991;(3):21-8. (In Russ.)
 26. Kovalev PV, Popov AI, Saradzhishili KG, Ostryanin AV. [Use of dendroindication for environmental monitoring in Borjomi city area]. In: Problemy Dendrokronologii i Dendroklimatologii. Sverdlovsk: UrO AN SSSR; 1990. P. 80-1. (In Russ.)
 27. Kovylina OP, Zarubina IA, Kovylina AN. [Assessment of the vital state of pine in the zone of technogenic pollution]. Khvoynye Borealnoy Zony. 2008;25(3-4):284-9. (In Russ.)
 28. Kolmogorova YeYu. [Species Diversity and Vital State of Woody and Shrub Plants in Green Plantations of Kemerovo city (dissertation)]. Tomsk: Tomskiy Gosudarstvennyy Universitet; 2005. (In Russ.)
 29. Kulagin AYu, Giniyatullin RKh, Urazgildin RV. Sredostaboiliziruyuschaya Rol Lesnykh Nasazhdeniy v Usloviyakh Sterlitamakskogo Pronyshlennogo Ssentra. [The environment stabilizing role of forest plantations in the conditions of the Sterlitamakst industrial center]. Ufa: Gilem; 2010. (In Russ.)
 30. Kulagin YuZ. Industrialnaya Dendroekologiya i Prognozirovaniye. [Industrial dendroecology and forecasting]. Moscow: Nauka; 1985. (In Russ.)
 31. Kulagin AA. [Realization of Adaptive Potential of Woody Plants in Extreme Forest-Growing Conditions (dissertation)]. Tolyatti. IEVB RAN; 2006. (In Russ.)
 32. Kulagin AA, Zaytsev GA. Listvennitsa Sukacheva v Ekstremalnykh Usloviyakh Yuzhnogo Urala. [Larch in Extreme Forest Conditions of the Southern Urals]. Moscow: Nauka; 2008. (In Russ.)
 33. Kurbatova AS, Bashkin VN, Kasimov NS. Ekologiya Goroda. [Ecology of the City]. Moscow: Nauchnyi Mir; 2004. (In Russ.)
 34. Mak Klenakhen DR. [Changes in the forest community due to air pollution]. In: Vzaimodeystviye Lesnykh Ekosistem i Atmosfernykh Zagryaznitel. Ch. 1. Tallinn: AN ESSR; 1982. P. 79-96. (In Russ.)
 35. Maslov SP. [Limitations of homeostasis capabilities by multifunctionality and main ways to bypass it]. In: Urovni Organizatsii Biologicheskikh Sistem. Moscow: Nauka; 1980. P. 8-19. (In Russ.)
 36. Medvedev VA, Tarabrin VP. [Chemotolerance of higher plants and the ways of its evolution]. In: Antropotolerantnost Nazemnykh Biotsenozov i Prikladnaya Ekologiya. Tallinn: AN ESSR; 1977. P. 143-6. (In Russ.)
 37. Mirkin BM, Naumova LG. Sovremennoye Sostoyaniye Osnovnykh Kontseptsii Nauki o Rastitelnosti. [The Current State of the Main Concepts of Vegetation Science]. Ufa: AN RB, Gilem; 2012. (In Russ.)
 38. Neverova OA, Kolmogorova YeYu. Drevesnyye Rateniya i Urbanizirovannaya Sreda: Ekologicheskiye i Biotekhnologicheskiye Kontseptsii. [Woody Plants and Urbanized Environment: Ecological and Biotechnological Aspects]. Novosibirsk: Nauka; 2003. (In Russ.)
 39. Nikolayevskiy VS. Ekologicheskaya Otsenkka Zagriazneniya Sredy i Sostoyaniya Nazemnykh Ekosistem Metodami Fitoindikatsii. [Ecological Assessment of Pollution of Environment and Condition of Terrestrial Ecosystems by Methods of Phytoindication]. M.: MGUL; 1998. (In Russ.)
 40. Oskvoridze TD. Anatomicheskoye Stroeniye Listyev i Khvoi Osnovnykh Lesoobrazuyuschikh Porod. [Anatomical Structure of Leaves and Needles of the Main Forest-Forming Species]. Tbilisi: Mitsnerba; 1975. (In Russ.)
 41. Pakhomova VM. [The basic provisions of modern stress theory and nonspecific adaptation syndrome in plants]. Tsitologiya. 1995;(1):66-91. (In Russ.)

42. Rabotnov TA. Fitotsenologiya. 3-ye Izdaniye. [Phytocenology. 3rd ed]. Moscow: MGU; 1992. (In Russ.)
43. Radosteva ER. [Ecological-Biological Characteristic of the Plantations of Pine (*Pinus sylvestris* L.) and Birch (*Betula pendula* Roth) in Forest Reclamation of Mining Dumps (Republic of Bashkortostan) (dissertation)]. Ufa: IB UNTS RAN; 2011. (In Russ.)
44. Ramenskiy LG. Vvedeniye v Kompleksnoye Pochvenno-Botanicheskoye Issledovaniye Zemel. [Introduction to Comprehensive Pedological-Botanical Evaluation of Lands]. Moscow: Selkhozgiz; 1938. (In Russ.)
45. Riklifs R. Osnovy Obschey Ekologii. [Fundamentals of the General Ecology]. Moscow: Mir; 1979. (In Russ.)
46. Rutkovskiy IV. [Bioelectric activity of poplars of different physiological state in daily and seasonal rhythms]. Lesovedeniye. 1973;(1):51-7. (In Russ.)
47. Sarbayeva YeV. [Ecological and physiological adaptations of various decorative forms of western thuja in urban conditions]. In: Sovremennyye Aspekty Ekologii i Ekologicheskogo Orazovaniya. Kazan; 2005. P. 162-4. (In Russ.)
48. Seydafariyov RA. [Ecological and Biological Features of Lime (*Tilia cordata* Mill.) in Conditions of Technogenic Pollution Exemplified with Ufa Industrial Center] (dissertation)]. Ufa: IB UNTS RAN; 2009. (In Russ.)
49. Serebryakova TI. Morfogenez Popegov I Evoliutsii Zhiznennykh Form. [Morphogenesis of Shoots and Evolution of Life Forms]. Moscow: Nauka; 1971. (In Russ.)
50. 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.)
51. 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.)
52. Timofeev-Resovsky NV, Ginter YeK, Ivanov VI. [On some problems and tasks of phenogenetics]. In: Problemy Eksperimentalnoy Biologii: Sbornik Statey. Moscow: Nauka; 1977. P. 186-95. (In Russ.)
53. Turmukhametova NV. [Features of Morphogenesis of Shoots and Phenorhythms of *Betula pendula* Roth and *Tilia cordata* Mill. in Conditions of Urban Environment (dissertation)]. Novosibirsk: TSSBS SO RAN; 2005. (In Russ.)
54. Witteker R. Soobshchestva i Ekosistemy. [Communities and Ecosystems]. Moscow: Progress; 1980. (In Russ.)
55. Urazgildin RV. [Classification of adaptive strategies of woody plants to technogenic contamination (on the example of lime *Tilia cordata* Mill.)]. Agrarnaya Rossiya. 2009; (suppl.):205-9. (In Russ.)
56. Urazgildin RV. [Forest-forming Species of the Pre-Urals under Technogenesis Conditions: Comparative Ecological and Biological Characteristics, Species Specificity, Adaptive Reactions, Adaptive Strategies (dissertation)]. Yekaterinburg: USFEU; 2021. (In Russ.)
57. Urazgildin RV. [Ecological and Biological Characteristics of Poplars in Conditions of Pollution of Environment (on the Example of Ufa Industrial Center) (dissertation)]. Ufa: BashGU; 1998. (In Russ.)
58. Usmanov IYu, Rakhmankulova ZF, Kulagin AYU. Ekologicheskaya Fiziologiya Rasteniy: Uchebnik. [Ecological Physiology of Plants: Textbook]. Moscow: Logos; 2001. (In Russ.)
59. Fleyshman BS. Elementy Teorii Potentsialnoy Effektivnosti Slozhnykh Sistem. [Elements of the Theory of Potential Efficiency of Complex Systems. 2nd ed.]. Smolensk: Oykumena; 2008. (In Russ.)
60. Frolov AK. [Changing of the photosynthetic apparatus of some plants in conditions of urban environment]. In: Gazoustoychivost Rasteniy. Novosibirsk: Nauka; 1980. P. 172-7. (In Russ.)
61. Yarmishko VT, Lyanguzova IV, eds. Metody Izucheniya Lesnykh Soobshchestv. [Methods of Studying of Forest Communities]. Saint Petersburg: NIIKhimii SPbGU; 2002. (In Russ.)
62. Agbaire PO. Air pollution tolerance indices (APTI) of some plants around Erhoike-Kokori oil exploration site of Delta State, Nigeria. Int J Phys Sci. 2009;4:366-8.
63. Agbaire PO, Esiefarienrhe E. Air pollution tolerance indices (APTI) of some plants around Otorogun Gas Plant in Delta State, Nigeria. J Appl Sci Environ Manag. 2009;13 Issue 1:11-4.
64. Armolaitis K. Nitrogen pollution on the local scale in Lithuania: vitality of forest ecosystems. Environ Pollut. 1998;102(1, Suppl.1):55-60.
65. Chelli-Chaaboimi A. Mechanisms and adaptation of plants to environmental stress: A case of woody species. In: Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environment. New York: Springer-Verlag New York Inc.; 2013. P. 1-18.
66. Chen S, Olbrich A, Langenfeld-Heyser R, Fritz E, Polle A. Quantitative X-ray microanalysis of hydrogen peroxide within plant cells. Microscopy Res Technique. 2009;72(1):49-60.
67. Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants. Biochimie. 2006;88(11):1707-19.

68. Cobbett CS. Phytochelatins and their roles in heavy metal detoxification. *Plant Physiol.* 2000;123(3):825-32.
69. DalCorso G, Farinati S, Maistri S, Furini A. How plants cope with cadmium: staking all on metabolism and gene expression. *J Integrat Plant Biol.* 2008;50(10):1268-80.
70. Dalvi AA, Bhalerao SA. Response of plants towards heavy metal toxicity: an overview of avoidance, tolerance and uptake mechanism. *Ann Plant Sci.* 2013;2:362-8.
71. 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.
72. Das K, Roychoudhury A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS scavengers during environmental stress in plants. *Front Environ Sci.* 2014;2:1-13.
73. Devi EL, Kumar S, Singh TB, Sharma SK, Beemrote A, Devi CP, Chongtham SK, Singh CH, Yumlembam RA, Haribhushan A, Prakash N, Wani SH. Adaptation strategies and defense mechanisms of plants during environmental stress. In: *Medicinal Plants and Environmental Challenges.* Cham: Springer International Publishing; 2017. P. 359-413.
74. Gostin IN. Air pollution effects on the leaf structure of some Fabaceae species. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca.* 2009;37(2):57-63.
75. Grime JP. *Plant strategies and vegetation processes.* Chichester: Wiley and Sons; 1979.
76. Guo J, Dai X, Xu W, Ma M. Overexpressing GSH1 and AsPCS1 simultaneously increase the tolerance and accumulation of cadmium and arsenic in *Arabidopsis thaliana*. *Chemosphere.* 2008;72:1020-6.
77. Hermy M, Stieperaete H. Capitalists and proletarians (MacLeod, 1884): an early theory of plant strategies. *Oikos.* 1985;44(2):364-6.
78. Hodson MJ. Metal toxicity and tolerance in plants. *Biochemist.* 2012;34(5)28-32.
79. Hossain MA, Piyatida P, Teixeira da Silva JA, Fujita M. Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants: central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation. *J Bot.* 2012;872-5.
80. Jakovljević T, Marchetto A, Lovreškov L, Potočić N, Seletković I, Indir K, Jelić G, Butorac L, Zgrablić Ž, De Marco A, Simioni G, Ognjenović M, Tušek AJ. Assessment of atmospheric deposition and vitality indicators in Mediterranean Forest Ecosystems. *Sustainability.* 2019;11(23):6805.
81. Joshi PC, Swami A. Air pollution induced changes in the photosynthetic pigments of selected plant species. *J Environ Biol.* 2009;30:295-8.
82. 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.
83. 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.
84. Kozłowski TT, Pallardy SG. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot Rev.* 2002;68:270-334.
85. Kumar D, Kumar S, Shukla V, Kumar N. Adaptation strategies of plants against common inorganic pollutants and metals. In: *Plant Adaptation Strategies in Changing Environment.* Singapore: Springer Verlag; 2017. P. 315-28.
86. Kumar D, Singh DP, Barman SC, Kumar N. Heavy metal and their regulation in plant system: an overview. In: *Plant Responses to Xenobiotics.* New York: Springer; 2016. P. 19-38.
87. Kupper H, Mijovilovich A, Meyer-Klaucke W, Krock PHM. Tissue- and age-dependent differences in the complexation of cadmium and zinc in the cadmium/zinc hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* (Ganges ecotype) revealed by X-ray absorption spectroscopy. *Plant Physiol.* 2004;134:748-57.
88. 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.
89. Liu CP, Shen ZG, Li XD. Accumulation and detoxification of cadmium in *Brassica pekinensis* and *B. chinensis*. *Biologia Plantarum.* 2007;51:116-20.
90. 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 Transac Environ Develop.* 2008;4(1):24-32.
91. Lorenz M, Mues V, Becher G, Seidling W, Fischer R, Langouche D, Durrant D, Bartels U. Forest condition in Europe. Results of the 2001 Large-Scale Survey. 2002 Technical Report. Germany; 2002.
92. Lou LQ, Shen ZG, Li XD. The copper tolerance mechanisms of *Elsholtzia haichowensis* plant from copper-enriched soils. *Environ Exp Botany.* 2004;51:111-20.
93. MacArthur RH, Wilson ED. *The Theory of Island Biogeography.* New Jersey: Princeton University Press; 1967.
94. 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.
95. Mishra S, Srivastava S, Tripathi RD, Kumar R, Seth CS, Gupta DK. Lead detoxification by coontail (*Ceratophyllum demersum* L.) involves in-

- duction of phytochelatins and antioxidant system in response to its accumulation. *Chemosphere*. 2006;65:1027-39.
96. Moura DJ, Peres VF, Jacques RA, Saffi J. Heavy metal toxicity oxidative stress parameters and DNA repair. In: *Metal Toxicity in Plants: Perception, Signaling and Remediation*. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg; 2012. P. 187-205.
 97. Müller-Edzards C, De Vries W. Ten Years of Monitoring Forest Condition in Europe: Studies on Temporal Development, Spatial Distribution and Impacts of Natural and Anthropogenic Stress Factors. Technical Background Report. Geneva: UN/ECE; Brussels: EC; 1997.
 98. Percya KE, Ferretti M. Air pollution and forest health: toward new monitoring concepts. *Environ Pollut*. 2004;130:113-26.
 99. Ramos I, Esteban E, Lucena JJ, Garate A. Cadmium uptake and subcellular distribution in plants of *Lactuca sp.* Cd-Mn interaction. *Plant Sci*. 2002;162:761-7.
 100. Rezeshki SR. Root responses of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil redox conditions. *Trees*. 1991;5(3):180-6.
 101. Salt DE, Kato N, Krämer U, Smith RD, Raskin I. The role of root exudates in nickel hyperaccumulation and tolerance in accumulator and nonaccumulator species of *Thlaspi*. In: *Phytoremediation of Contaminated Soil and Water*. Boca Raton: Lewis Publishers INC; 2000. P. 189-200.
 102. Salt DE, Rauser WE. MgATP-dependent transport of phytochelatins across the tonoplast of oat roots. *Plant Physiol*. 1995;107:1293-301.
 103. Schat H, Llugany M, Vooijs R, Hartley-Whitaker J, Bleeker PM. The role of phytochelatins in constitutive and adaptive heavy metal tolerance in hyperaccumulator and non-hyperaccumulator metallophytes. *J Exp Bot*. 2002;53:2381-92.
 104. Shah K, Nongkynrih JM. Metal hyperaccumulators and bioremediation. *Biologia Plantarum*. 2007;51:618-34.
 105. Sharma SS, Dietz KJ. The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance. *Trends Plant Sci*. 2009;14:43-50.
 106. Singh M, Kumar J, Singh S, Singh VP, Prasad SM, Singh M. Adaptation strategies of plants against heavy metal toxicity: A short review. *Biochemistry and Pharmacology*. 2015;4(2). DOI:10.4172/2167-0501.1000161.
 107. Singh S, Prasad SM. Growth photosynthesis and oxidative responses of *Solanum melongena* L. seedlings to cadmium stress: Mechanism of toxicity amelioration by kinetin. *Scientia Horticulturae*. 2014;176:1-10.
 108. Skiryecz A, Inzé D. More from less: plant growth under limited water. *Curr Opin Biotechnol*. 2010;21:197-203.
 109. Solanki R, Dhankhar R. Biochemical changes and adaptive strategies of plants under heavy metal stress. *Biologia*. 2011;66(2):195-204.
 110. Šrámek V. SO₂ air pollution and forest health status in Northwestern Czech Republic. *Chemosphere*. 1998;36:1067-72.
 111. Stolt JP, Sneller FEC, Bryngelsson T, Lundborg T, Schat H. Phytochelatin and cadmium accumulation in wheat. *Environ Exp Bot*. 2003;49:21-8.
 112. Szaro RC, Oszlányi J, Godzik B, Bytnerowicz A, eds. *Effects of Air Pollution on Forest Health and Biodiversity in Forests of the Carpathian Mountains*. Amsterdam: IOS Press; 2002.
 113. Taylor GJ. Current views of the aluminum stress response: The physiological basis of tolerance. *Curr Top Plant Biochem Physiol*. 1991;10:57-93.
 114. Tripathi AK, Gautam M. Biochemical parameters of plants as indicators of air pollution. *J Environ Biol*. 2007;28(1):127-32.
 115. Vacek S, Bílek L, Schwarz O, Hejčmanová P, Mikeska M. Effect of air pollution on the health status of spruce stands. *Mountain Res Develop*. 2013;33(1):40-50.
 116. Vranova E, Inze D, Van Breusegem F. Signal transduction during oxidative stress. *J Exp Bot*. 2002;53:1227-36.
 117. Wild A, Schmitt V. Diagnosis of damage to Norway spruce (*Picea abies*) through biochemical criteria. *Physiologia Plantarum*. 1995;93:375-82.
 118. Wójcik M, Vangronsveld J, D'Haen J, Tukiendorf A. Cadmium tolerance in *Thlaspi caerulescens*. *Environ Exp Bot*. 2005;53:163-71.
 119. Xu J, Yin H, Li X. Protective effects of proline against cadmium toxicity in micropropagated hyperaccumulator, *Solanum nigrum* L. *Plant Cell Rep*. 2009;28:325-33.
 120. Yadav G, Srivastava PK, Singh VP, Prasad SM. Light intensity alters the extent of arsenic toxicity in *Helianthus annuus* L. seedlings. *Biol Trace Element Res*. 2014;158:410-21.
 121. Zhang X, Xing Y, Wang Q, Yan G, Zhang J. Effects of long-term nitrogen addition and decreased precipitation on the fine root morphology and anatomy of the main tree species in a temperate forest. *Forest Ecol Manag*. 2020;455:117664.
 122. Zornoza P, Vazquez S, Esteban E, Fernandez-Pascual M, Carpena R. Cadmium-stress in modulated white lupine: strategies to avoid toxicity. *Plant Physiol Biochem*. 2002;40:1003-9.