

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ У КЛЕНОВ

ACER CAMPESTRE L., *A. NEGUNDO* L. И *A. SACCHARINUM* L. В РОСТОВЕ-НА-ДОНУ

М.А. Игнатова, Б.Л. Козловский*, П.А. Дмитриев,

М.В. Куропятников, Т.В. Вардуни

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

* Эл. почта: ecostyle2@mail.ru

Статья поступила в редакцию 13.02.2022; принята к печати 11.05.2022

Целью исследования, выполненного в Ботаническом саду Южного федерального округа (Ростов-на-Дону), было изучение сезонных изменений содержания фотосинтетических пигментов в листьях кленов *Acer campestre* L., *A. negundo* L. и *A. saccharinum* L. Пробы листьев отбирали с образцов кленов один раз в неделю. Содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом. Содержание пигментов выражали в мг/дм². Установлено, что сезонные изменения хлорофилла *a* и *b* у *A. campestre*, *A. saccharinum* и *A. negundo* носят сходный характер. При этом сезонные изменения каротиноидов у *A. campestre* отличается от таковых у *A. saccharinum* и *A. negundo*. Качественные и количественные параметры сезонных изменений пигментов хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов, независимо от вида, различаются между собой. Между всеми видами клена выявлены различия по показателям содержания фотосинтетических пигментов. Самое высокое содержание характерно для *A. campestre*. С помощью дисперсионного анализа проведена оценка варьирования уровней фотосинтетических пигментов в течение сезона. Наибольшую изменчивость хлорофиллы имеют у *A. campestre*, наименьшую – у *A. negundo*. Очень велики различия по варьированию уровней каротиноидов между *A. campestre* с одной стороны и *A. saccharinum* и *A. negundo* с другой. Реакция фотосинтетических пигментов на изменение климатических факторов у *A. campestre* сильнее, чем у *A. saccharinum* и *A. negundo*. Особенности сезонных изменений содержания пигментов и их соотношений свидетельствуют о том, что у *A. campestre* стратегия приспособления к засухе активная, а у *A. saccharinum* и *A. negundo* – пассивная.

Ключевые слова: хлорофилл, каротиноиды, клен, адаптация, климатические факторы.

SEASONAL CHANGES IN PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS CONTENTS IN THE MAPLES *ACER CAMPESTRE* L., *A. NEGUNDO* L. AND *A. SACCHARINUM* L. IN ROSTOV-ON-DON

M.A. Ignatova, B.L. Kozlovskiy*, P.A. Dmitriyev, M.B. Kuropiatnikov, T.V. Varduni

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

* Email: ecostyle2@mail.ru

The objective of the study carried out at Botanical Garden of Southern Federal University (Rostov-on-Don, Russia) was to assess the seasonal changes in photosynthetic pigments contents in the leaves of the maples *Acer campestre* L., *A. negundo* L., and *A. saccharinum* L. Leaves samples were collected from selected maple trees once a week. The contents of chlorophylls and carotenoids were determined spectrophotometrically and expressed per leaf area (mg/dm²). Similar seasonal changes in chlorophylls *a* and *b* in *A. campestre*, *A. saccharinum*, and *A. negundo* have been found. At the same time, the seasonal changes in carotenoids contents in *A. campestre* differs from those in *A. saccharinum* and *A. negundo*. The qualitative and quantitative parameters of the seasonal changes in chlorophylls *a* and *b* and carotenoids differ from each other, regardless of species. All maple species differ significantly in the mean contents of photosynthetic pigments, the highest one featured by *A. campestre*. Using the analysis of variance, variations in the contents of photosynthetic pigments during a season were assessed. Chlorophyll variability is highest in *A. campestre* and lowest in *A. negundo*. A very large difference of *A. campestre* from *A. saccharinum* and *A. negundo* was found in the variation of carotenoid contents. The response of photosynthetic pigments to changes in climatic factors is higher in *A. campestre* than in *A. saccharinum* and *A. negundo*. These findings suggest that drought adaptation strategy of *A. campestre* is active, whereas that of *A. saccharinum* and *A. negundo* is passive.

Keywords: chlorophyll, carotenoids, maple, adaptation, climatic factors.

Введение

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях видоспецифично [36] и тесно связано с биологической продуктивностью. Их содержание и пропорции являются результатом эволюционного приспособления к условиям произрастания вида, при этом фотосинтетическая система чутко реагирует на изменения внешних условий, в первую очередь освещенность. Количество пигментов и их пропорция могут изменяться под действием климатических факторов, почвенных условий, загрязнения атмосферы. Это позволяет использовать содержание фотосинтетических пигментов для оценки состояния окружающей среды [8, 21, 24, 27, 28, 29, 31, 32], степени адаптации растений к условиям произрастания и уровня стресса [12, 13, 22, 33, 44, 47], в частности при интродукции [4, 20]. Сезонная динамика содержания хлорофиллов позволяет прогнозировать урожайность сельскохозяйственных культур [35, 38]. Однако во многих исследованиях полученные результаты нельзя считать однозначными. Зачастую исследователи ограничиваются отбором нескольких проб за сезон, что не позволяет объективно оценить сезонную динамику пигментов и отделить действие изучаемых факторов от случайных.

Особо следует подчеркнуть, что интенсивно развивающееся в настоящее время направление дистанционного зондирования Земли с помощью спектральных датчиков при изучении растительности базируется на изменчивости содержания фотосинтетических пигментов. Так, значения используемых при

этом вегетационных индексов, относящихся к группам «Broadband Greenness», «Narrowband Greenness», «Light Use Efficiency», «Leaf Pigments», зависят от содержания фотосинтетических пигментов. При этом часто возникает необходимость сопоставить результаты оценки характеристик растительных объектов, полученных с помощью «зеленых» вегетационных индексов, с результатами определения пигментов традиционными методами [1, 7, 34, 39].

Целью нашего исследования было изучение сезонной динамики фотосинтетических пигментов в листьях кленов *Acer campestre* L., *A. negundo* L. и *Acer saccharinum* L.

Задачи исследования включали:

- 1) выявление общих закономерности сезонной динамики фотосинтетических пигментов в листьях кленов;
- 2) определение видовой специфичности сезонной динамики содержания пигментов;
- 3) оценку влияния климатических факторов на содержание фотосинтетических пигментов.

Условия, объекты и методы исследования

Исследование проводилось в Ботаническом саду Южного федерального университета, г. Ростов-на-Дону, Россия (рис. 1).

Климат Ростова-на-Дону умеренно континентальный, засушливый, с умеренно мягкой зимой и жарким летом [2]. Продолжительность солнечного сияния составляет от 2000 до 2200 часов в год. Суммарное ко-



Рис. 1. Пункт исследования

личество солнечной радиации – около 115 ккал/см². Сумма активных температур 3200–3400 °С. Средняя годовая температура воздуха +9,2 °С. В течение года средняя месячная температура воздуха изменяется от –5 °С в январе до +23,2 °С в июле. Абсолютный минимум температуры составляет –31,9 °С, абсолютный максимум температуры +40,1 °С. Среднегодовое количество осадков – 569 мм. Количество осадков по годам колеблется от 288 до 932 мм. Сумма осадков за безморозный период в отдельные годы меняется от 173 до 622 мм и в среднем составляет 323 мм. Средняя относительная влажность воздуха 72% [26]. Гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК) равен 0,7–0,8. Преобладают восточные ветры. Наибольшая повторяемость восточного ветра отмечается в марте и октябре (по 37%), наименьшая – в июне (24%).

Для интерпретации результатов исследования динамики фотосинтетических пигментов древесных растений первостепенное значение имеют климат и погода весны, лета и осени. Фенологическая весна в Ростове-на-Дону наступает 5 марта после устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха через 0 °С. Переход средней суточной температуры воздуха через +5 °С происходит 1 апреля, а через +10 °С – 17 апреля. Заморозки обычны до 14 апреля, однако возможны до 10 мая. Среднее количество осадков за фенологическую весну составляет около 80 мм.

Фенологическое лето в Ростове-на-Дону наступает 4 мая после перехода средней суточной температуры воздуха через +15 °С. Наибольшая продолжительность солнечного сияния наблюдается в июле и достигает 330 часов. Число дней со средней суточной температурой воздуха +25 °С и выше в течение лета составляет 22,1. Дневная температура воздуха при малооблачной не засушливой погоде колеблется от +24 до +30 °С, а при засушливой – от +27 до +38 °С. Абсолютный максимум температуры воздуха составляет +42 °С. Максимальное число суховейных дней (от 12 до 24 в месяц) отмечается в июле и августе. Количество осадков летом составляет в среднем 243 мм. Количество дождливых дней 39–40. Самый дождливый месяц – июнь (65 мм), засушливые месяцы – июль и август. Летом число дней с относительной влажностью менее 30% составляет 39. Максимальное число суховейных дней (от 12 до 24 в месяц) отмечается в июле и августе. Засуха обычно наступает в третьей декаде июля и продолжается до третьей декады августа.

Фенологическая осень в Ростове-на-Дону наступает 26 сентября, когда среднесуточная температура воздуха опускается ниже +15 °С. Активная вегетация сельскохозяйственных культур заканчивается 12 октября, с падением средней суточной температуры воздуха ниже +10 °С. Во второй декаде октября отмечаются первые заморозки. Средняя суточная темпера-

тура воздуха становится ниже +5 °С 4 ноября. Средняя температура воздуха в осенний период составляет +5,9 °С, на фоне таких температур наблюдаются возвраты тепла. Осадки осенью выпадают в течение 19 дней, их количество составляет 90 мм [14].

Продолжительность вегетационного периода в Ростове-на-Дону составляет в среднем 216 дней [18]. Началом вегетационного периода является 1 апреля, когда среднесуточная температура воздуха устойчиво переходит отметку +5 °С. Дата окончания вегетационного периода – это 4 ноября, когда средняя суточная температура воздуха становится ниже +5 °С.

Объектами исследования послужили образцы клена полевого (*Acer campestre* L.), клена ясенелистного (*A. negundo* L.) и клена серебристого (*A. saccharinum* L.).

A. campestre – дерево лесостепного типа, достигающее в местных условиях высоты 14 и до 20 м. Этот вид аборигенной флоры [9] встречается в пойменных и байрачных лесах. Вид обладает высокой экологической пластичностью – произрастает в различных типах лесных сообществ, как сухих участках, так и в поймах рек, теневынослив, засухоустойчив (мезофит) и зимостоек, мезотроф, растет медленно [30]. Средняя продолжительность онтогенеза вида составляет 65–70 лет.

A. negundo – дерево лесного типа, достигающее в местных условиях высоты 15 м. Родина вида – Северная Америка. Вид светолюбив и влаголюбив (гигромезофит), олиготроф, по отношению к минеральному составу почв – убиквист. Растет быстро. Средняя продолжительность онтогенеза вида составляет 40–50 лет. В Евразии *A. negundo* является инвазионным видом [11]. В Ростовской области этот вид по особенностям и степени его натурализации может быть отнесен в соответствии с классификацией Ричардсона (D.M. Richardson) [45] к группе растений-трансформаторов [17, 41].

A. saccharinum – дерево лесного типа, в регионе при благоприятных условиях достигающее высоты 30 м. Родина вида – Северная Америка. Вид светолюбив и влаголюбив (гигромезофит), мезотроф. Растет быстро. Средняя продолжительность онтогенеза вида составляет 65–70 лет. Этот вид устойчиво и преемственно используется в региональной культуре в целях зеленого строительства [19], но не способен к натурализации в местных условиях. Препятствие для нее, с одной стороны, создают особенности семенного размножения (семена созревают в конце мая, не имеют периода покоя и после опадания теряют всхожесть в течение 10–15 дней), а с другой стороны – отсутствие условий для прорастания семян в связи с засушливостью климата.

Результаты оценки эколого-биологических свойств кленов по методике А.Я. Огородникова [23] представлены в табл. 1.

Результаты оценки эколого-биологических свойств кленов по итогам интродукционного испытания [30]

Вид	Оценка в баллах			
	Зимостойкость	Засухоустойчивость	Устойчивость к болезням и вредителям	Семенная репродуктивность
<i>Acer campestre</i>	5	5	4	5
<i>A. negundo</i>	5	4	4	5
<i>A. saccharinum</i>	4	4	4	4

Выбор этих видов в качестве объектов исследования определялся следующим.

1. Все три вида кленов играют большую экологическую роль в регионе. *A. campestre* является доминантом второго яруса пойменных и байрачных лесов Нижнего Дона [10], а также широко используется в зеленом строительстве [15]. *A. saccharinum* входит в базовый ассортимент для регионального зеленого строительства [15]. *A. negundo* является инвазионным видом.

2. Виды, привлеченные в эксперимент, относятся к разным экологическим группам, в том числе по отношению к почвам, свету, влажности, что делает их в совокупности удобными объектами для оценки влияния различных экологических факторов.

Изучение сезонной динамики фотосинтетических пигментов у трех видов кленов проводили на территории Ботанического сада Южного федерального университета (ЮФУ) в 2021 году.

Все исследованные растения имели близкий возраст, находились в одной стадии онтогенеза (молодые генеративные особи), произрастали в сходных условиях в парке Ботанического сада ЮФУ, расположенном в пойме реки Темерник. Растения *A. campestre* и *A. saccharinum* были высажены на территории парка в соответствии с его проектом, *A. negundo* внедрились в парковые насаждения самостоятельно.

Каждый вид кленов в исследовании был представлен тремя экземплярами. С каждого экземпляра клена с интервалом в неделю отбирали по окружности кроны с ее средней части три пробы листьев – всегда из основания побега текущего 2021 года. Такой подход позволил во все сроки отбирать листья одного возраста и проследить сезонную динамику пигментов кленов. Исследования проводили в течение периода вегетации кленов – от фенологической фазы «полное развертывание листьев» до фенологической фазы «начало осеннего расцветивания листьев».

Камеральную обработку материала проводили на базе лаборатории физиологии растений Ботанического сада ЮФУ. Для определения содержания фо-

тосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод (спектрофотометр КФК-3). Для экстракции пигментов с разных листьев делали с помощью пробкового сверла диаметром 10 мм семь высечек, которые затем растирались в ступке с добавлением кварцевого песка и CaCO_3 с неразбавленным ацетоном. Каждую пробу промеряли трижды. Результат усредняли.

Содержание пигментов в листьях рассчитывали по следующим формулам [6]:

$$C^{\text{хл.а}}=9,784 \times D662-0,99 \times D644,$$

$$C^{\text{хл.б}}=21,426 \times D644-4,65 \times D662,$$

$$C^{\text{кар}}=4,695 \times D440,5-0,268 \times (D^{\text{хл.а}}+D^{\text{хл.б}}),$$

где $D644$, $D662$ и $D440,5$ – показатели оптической плотности раствора ацетона при соответствующих длинах волн.

Расчет количества пигментов в листьях (мг/дм^2):

$$X=(V \times C)/S,$$

где V – объем вытяжки, мл;

C – концентрация пигментов, мг/л ;

S – площадь листа, взятая для извлечения пигментов, дм^2 .

Гидротермический коэффициент рассчитывали по месяцам по формуле:

$$\text{ГТК}=(10 \times \sum P)/(\sum T),$$

где P – уровень осадков (мм);

T – среднесуточная температура ($^{\circ}\text{C}$) за период с $T \geq +10^{\circ}\text{C}$.

Результаты исследования были обработаны с использованием методов вариационного, регрессионного и корреляционного анализа [25].

Результаты и обсуждение

Сезонная динамика фотосинтетических пигментов *A. campestre*, *A. saccharinum* и *A. negundo* в 2021 году представлена на рис. 2.

Общие закономерности динамики содержания фотосинтетических пигментов в листьях кленов хорошо просматриваются при сглаживании методом полинома шестого порядка и переведении календарных дат в ряд чисел, в котором за единицу взято 1 мая (рис. 3).

Уравнения регрессии содержания пигмента на время имеют следующий вид.

Для хлорофилла *a*:

A. campestre

$$y = 3E-12x^6 - 2E-09x^5 + 4E-07x^4 - 4E-05x^3 + 0,0015x^2 + 0,0014x + 0,3954$$

A. negundo

$$y = 4E-12x^6 - 2E-09x^5 + 5E-07x^4 - 6E-05x^3 + 0,0031x^2 + 0,0681x + 1,2988$$

A. saccharinum

$$y = 4E-12x^6 - 2E-09x^5 + 4E-07x^4 - 4E-05x^3 + 0,0008x^2 + 0,0325x - 0,3448$$

Для хлорофилла *b*:

A. campestre

$$y = -2E-12x^6 + 2E-09x^5 - 4E-07x^4 + 5E-05x^3 - 0,0034x^2 + 0,1114x - 0,888$$

A. negundo

$$y = -2E-12x^6 + 1E-09x^5 - 2E-07x^4 + 3E-05x^3 - 0,0017x^2 + 0,0499x - 0,1553$$

A. saccharinum

$$y = -5E-12x^6 + 3E-09x^5 - 8E-07x^4 + 0,0001x^3 - 0,007x^2 + 0,24x - 2,74$$

Для каротиноидов:

A. campestre

$$y = 2E-12x^6 - 2E-09x^5 + 6E-07x^4 - 7E-05x^3 + 0,0039x^2 - 0,0533x^2 + 0,3439$$

A. negundo

$$y = 7E-12x^6 - 5E-09x^5 + 1E-06x^4 - 0,0002x^3 + 0,0098x^2 - 0,2915x + 3,7436$$

A. saccharinum

$$y = 9E-12x^6 - 6E-09x^5 + 1E-06x^4 - 0,0002x^3 + 0,0113x^2 - 0,3435x + 4,47453$$

У всех трех видов клена содержание хлорофилла *a* достигает своего максимума в конце 3-й декады июня, после чего начинается плавное снижение содержания пигмента вплоть до середины 2-й декады сентября, а затем происходит резкое падение его концентрации (рис. 2, 3). Максимум содержания пигмента лежит в интервале от 15 июня до 10 июля, что соответствует периоду вызревания побегов и формирования семян (табл. 2). Динамика хлорофилла *b* у всех трех видов имеет иной характер, чем у хлорофилла *a*. Уровень второго достигает максимума в первой декаде июня, затем следует продолжительная стационарная фаза до середины 3-й декады августа, после чего следует плавное снижение его концентрации. Резкий всплеск содержания хлорофилла *b* отмечен 13 августа, что может быть связано с внешними факторами. Содержание каротиноидов достигает у всех видов максимума к концу 1-й декады июня, затем у *A. campestre* наблюдается плавное снижение концентрации пигмента и после 25 сентября – резкое падение. У *A. saccharinum* и *A. negundo* после достижения максимума наступает стационарная фаза, которая продолжается вплоть до

25 сентября, затем, подобно *A. campestre*, резкое снижение. Таким образом, характер сезонной динамики хлорофилла *a* и *b* для *A. campestre*, *A. saccharinum* и *A. negundo* не является видоспецифичным.

Качественные различия в сезонном изменении концентрации пигментов отмечены между видами кленов только для каротиноидов. При этом качественные (наличие или отсутствие пика, стационарной фазы, треки в конце сезона) и количественные параметры (даты пиковых концентраций, период максимального содержания пигмента) сезонной динамики самих пигментов хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов, независимо от вида, различаются между собой. Это может быть связано как с особенностями физиологических функций этих пигментов, так и с их разной чувствительностью к внешним воздействиям. Содержание хлорофилла *b* и каротиноидов меньше зависит от внешних факторов [37, 43], каротиноиды вместе с антоцианами защищают хлорофиллы от фотоповреждений и других стрессов [40, 42, 46, 48]. Поэтому такие показатели, как отношение концентраций хлорофилла *a* и хлорофилла *b* и отношение суммы хлорофиллов к содержанию каротиноидов, могут служить индикаторами стрессового состояния. Этим можно объяснить наличие продолжительной стационарной фазы хлорофилла *b* и каротиноидов и отсутствие таковой у хлорофилла *a*.

Проведен анализ корреляций между содержанием пигментов и продолжительностью дня и средней за период между взятием проб среднесуточной температурой. Уровни хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов прямо коррелируют с продолжительностью светового дня и среднесуточной температурой (табл. 3). Связь между признаками считается сильной при значении *r* более 0,7, средней от 0,5 до 0,7 и слабой от 0,3 до 0,5. Во всех вариантах сильная связь установлена для хлорофилла *a*, этот пигмент следует считать наиболее отзывчивым на внешние воздействия. Длина дня является прямым отражением сезонного цикла и определяет сроки расцветивания листьев [3], а среднесуточные температуры статистически связаны с ним. Это подтверждает, что полученные эмпирические регрессии в большей степени отражают процесс сезонного развития листа, и может служить косвенным выражением степени адаптации видов кленов к годовому климатическому циклу.

Уровни содержания пигментов фотосинтеза у видов клена значимо различаются на большинстве сроков отбора проб (рис. 2).

Сопоставление уровней содержания пигментов и схожести процессов их изменения проводили по методу Н.А. Плохинского [25] – «алгоритм 38, сравнение двух процессов (A_1, A_2) (достоверность различия двух рядов регрессии), признаки количественные», пред-

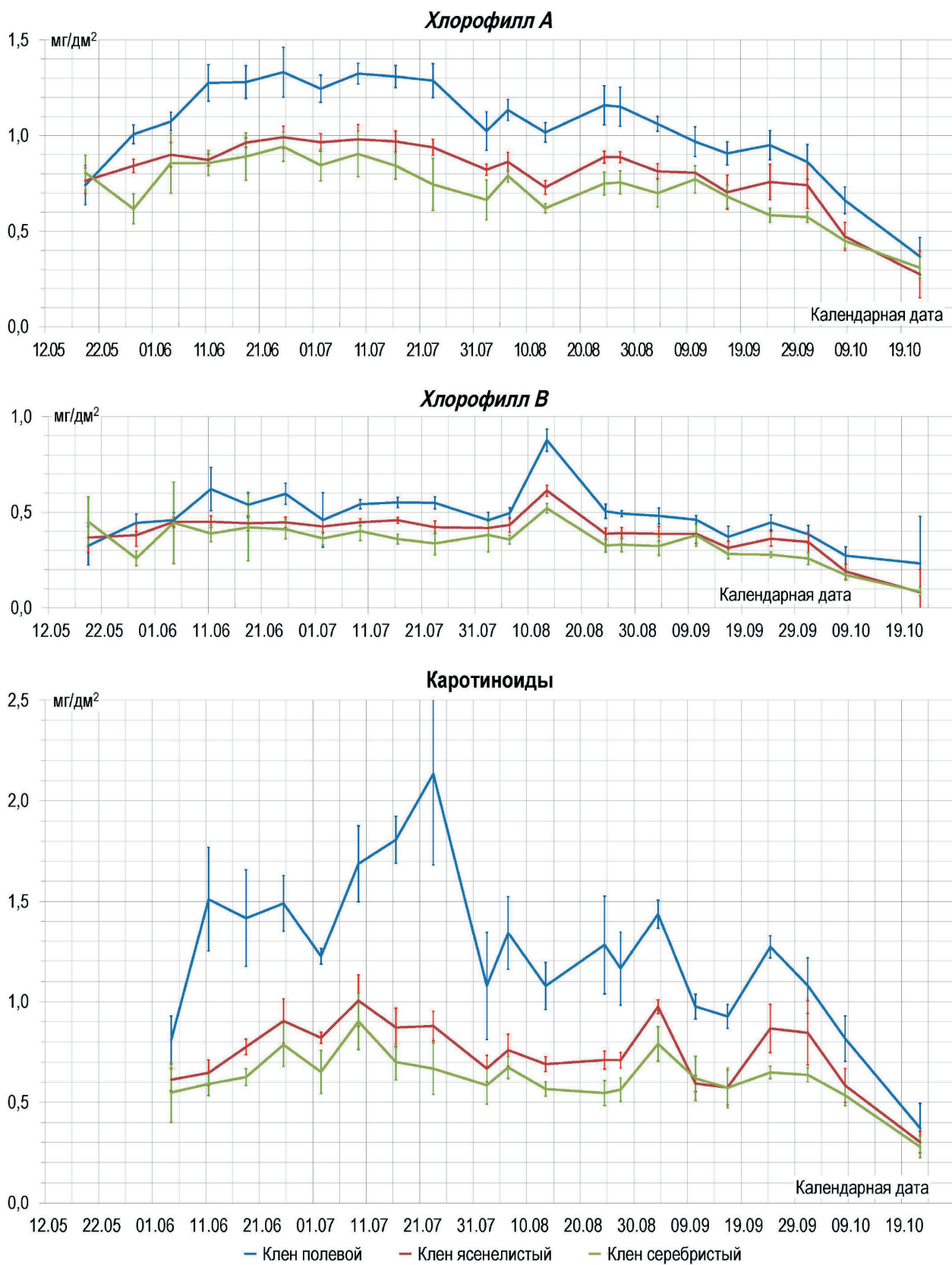


Рис. 2. Эмпирические графики сезонной динамики фотосинтетических пигментов кленов. «Усами» обозначены 95%-е доверительные интервалы

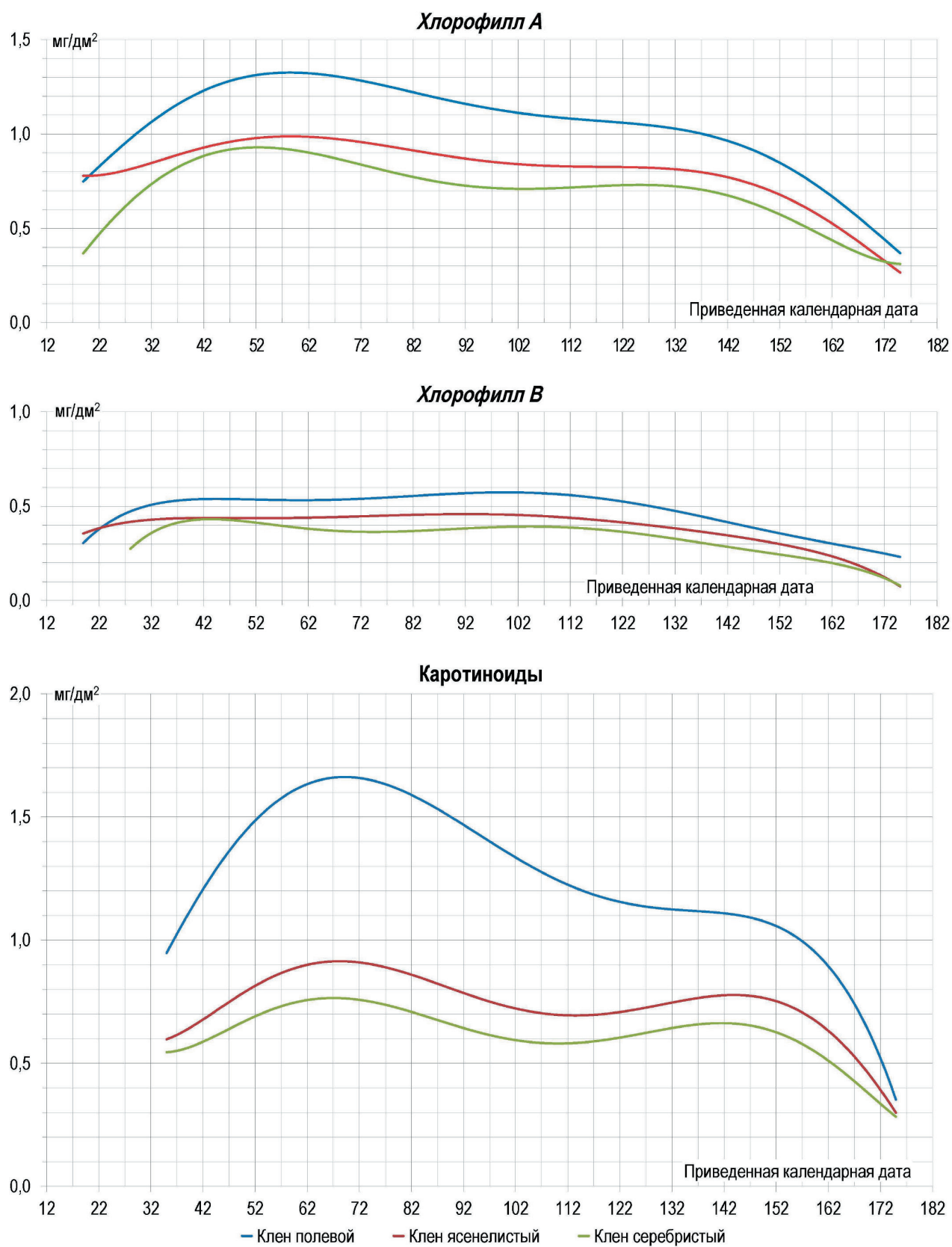


Рис. 3. Сглаженные (полиномы шестого порядка) графики сезонной динамики фотосинтетических пигментов кленов

Фенология кленов по многолетним наблюдениям [16]

Фенологическая фаза	Календарная дата ± ошибка среднего (сутки)		
	<i>A. campestre</i>	<i>A. saccharinum</i>	<i>A. negundo</i>
Распускание почек	14.IV ± 2,0	12.IV ± 2,1	07.IV ± 2,6
Рост побегов – начало	14.IV ± 1,9	16.IV ± 1,9	10.IV ± 2,2
Распускание листьев	18.IV ± 1,9	18.IV ± 2,0	14.IV ± 2,3
Появление бутонов	19.IV ± 1,9	20.III ± 2,4	28.III ± 4,3
Полное разворачивание листьев	25.IV ± 2,1	27.IV ± 2,1	22.IV ± 2,6
Цветение – начало	27.IV ± 1,9	28.III ± 2,6	12.IV ± 2,9
Цветение массовое – начало	02.V ± 2,3	02.IV ± 3,4	14.IV ± 2,8
Цветение массовое – окончание	04.V ± 2,0	08.IV ± 2,5	18.IV ± 2,3
Цветение – завершение	09.V ± 1,9	13.IV ± 2,7	20.IV ± 2,4
Вызревание побегов – начало	05.V ± 2,6	18.V ± 2,9	10.V ± 7,3
Рост побегов – окончание	01.VI ± 5,1	14.VI ± 6,3	07.VI ± 3,9
Рост побегов – вторичный	Нет	23.VI ± 4,7	Нет
Вызревание побегов – полное	07.VII ± 5,2	09.VIII ± 7,7	20.VIII ± 9,1
Созревание семян – начало	13.VIII ± 4,0	09.V ± 3,5	16.VIII ± 4,3
Созревание семян – массовое	06.IX ± 4,2	15.V ± 3,3	04.IX ± 5,9
Опадение плодов – массовое	25.IX ± 7,9	24.V ± 3,4	15.IX ± 7,5
Осеннее расцветивание листьев – массовое	06.X ± 4,3	08.X ± 2,8	10.IX ± 5,1
Листопад – начало	01.X ± 2,5	02.X ± 2,6	31.VIII ± 5,3
Листопад – массовый	15.X ± 2,0	19.X ± 2,1	23.IX ± 4,6
Листопад – окончание	26.X ± 2,1	31.X ± 2,5	10.X ± 2,6
Продолжительность вегетации	184 ± 2,8	213 ± 3,2	179 ± 6,3

ставляющему модифицированный вариант двухфакторного дисперсионного анализа. Расчеты показали, что у всех трех видов все пигменты достоверно при $p < 0,001$ различаются по среднему содержанию (табл. 4).

Таким образом, средние уровни содержания хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов у *A. campestre* существенно и статистически значимо ($p < 0,001$) превышает таковые у *A. saccharinum* и *A. negundo*, что следует рассматривать как видовую характеристику. На пике содержание хлорофилла *a* у *A. campestre* выше, чем у *A. saccharinum* и *A. negundo*, на 29 и 26% соответственно. По среднему уровню содержания пигментов *A. negundo* и *A. saccharinum* близки друг к другу, при этом содержание пигментов у *A. saccharinum* ниже ($p < 0,001$), чем у *A. negundo*. Такое соотношение уровней пигментов у разных видов может быть объяснено их экологией. *A. campestre* – это теневыносливый вид,

встречающийся во втором ярусе пойменных и байрачных лесов [10]. *A. saccharinum* и *A. negundo* – это светолюбивые виды, произрастающие на открытых местах в поймах рек.

Результаты расчета критерия непараллельности процесса (F_2) по методу Н.А. Плохинского [25] представлены в табл. 5.

Расхождения в направлении процессов, то есть параллельность или не параллельность или их течения, сложнее могут быть связаны как с видоспецифичными ответами на внешнее воздействие, так и с действием неучтенных в эксперименте факторов. Авторы склоняются ко второму варианту.

Был проведен дисперсионный анализ результатов определения влияния сроков отбора проб на содержание пигментов (в соответствии с алгоритмом 38 Н.А. Плохинского [25] – фактор «В»). Связь между

Табл. 3

Коэффициенты линейной корреляции (r) между уровнями фотосинтетических пигментов и средней среднесуточной температурой (1) и продолжительностью светового дня (2)*

Пигмент	Вид	$r \pm m_r$	
		1	2
Хлорофилл <i>a</i>	<i>A. campestre</i>	0,714 ± 0,052	0,753 ± 0,049
	<i>A. negundo</i>	0,640 ± 0,059	0,737 ± 0,052
	<i>A. saccharinum</i>	0,553 ± 0,064	0,726 ± 0,052
Хлорофилл <i>b</i>	<i>A. campestre</i>	0,525 ± 0,063	0,470 ± 0,066
	<i>A. negundo</i>	0,616 ± 0,061	0,623 ± 0,060
	<i>A. saccharinum</i>	0,498 ± 0,066	0,597 ± 0,061
Каротиноиды	<i>A. campestre</i>	0,593 ± 0,062	0,559 ± 0,064
	<i>A. negundo</i>	0,431 ± 0,073	0,316 ± 0,064
	<i>A. saccharinum</i>	0,431 ± 0,072	0,437 ± 0,064

* Все различия в строках значимы при $p < 0,01$.

Табл. 4

Критерий различия среднего уровня сезонной динамики содержания фотосинтетических пигментов

Сравниваемые пары	Хлорофилл <i>a</i>			Хлорофилл <i>b</i>			Каротиноиды		
	k_1^*	k_2	F_1^{**}	k_1	k_2	F_1	k_1	k_2	F_1
<i>A. campestre</i> – <i>A. negundo</i>	1	306	676,97	1	306	126,9	1	280	608,0
<i>A. campestre</i> – <i>A. saccharinum</i>	1	309	1014,28	1	309	237,5	1	284	892,5
<i>A. saccharinum</i> – <i>A. negundo</i>	1	297	107,73	1	297	52,1	1	272	109,8

Примечания: * k – число степеней свободы; ** F_1 – критерий различия средних уровней в процессах ($F_{0,001} = 10,80$).

Табл. 5

Критерий непараллельности сезонной динамики содержания фотосинтетических пигментов

Сравниваемые пары	Хлорофилл <i>a</i>			Хлорофилл <i>b</i>			Каротиноиды		
	k_1	k_2	F_2	k_1	k_2	F_2	k_1	k_2	F_2
<i>A. campestre</i> – <i>A. negundo</i>	21	306	4,98	21	297	1,76	19	272	1,99
<i>A. campestre</i> – <i>A. saccharinum</i>	21	309	7,70	21	309	4,29	19	284	11,19
<i>A. saccharinum</i> – <i>A. negundo</i>	21	297	2,73	21	306	2,80	19	280	8,16

Примечание: см. табл. 4; $F_{0,05} = 1,63$; $F_{0,01} = 1,98$; $F_{0,001} = 2,51$.

сроками отбора проб и уровнями содержания пигментов в течение периода вегетации кленов очевидна и не нуждается в подтверждении методами статистики. Однако дисперсионный анализ позволяет оценить степень варьирования содержания пигментов

в зависимости от вида. Важную информацию несет межгрупповая девиата (S_x) варьирования значений пигментов по срокам отбора проб (табл. 6). Она характеризует уровень изменчивости пигмента в процессе развития листа.

Табл. 6

Межгрупповая (С_x) и внутригрупповая (С_z) девиаты сезонной динамики фотосинтетических пигментов

Пигмент	Вид	k_1	k_2	C_x	C_z	F_i
Хл. а	<i>A. campestre</i>	21	159	9,887	1,598	46,83
	<i>A. negundo</i>	21	147	3,302	0,679	34,02
	<i>A. saccharinum</i>	21	150	3,954	1,324	21,33
Хл. b	<i>A. campestre</i>	21	159	3,048	1,406	16,408
	<i>A. negundo</i>	21	147	1,304	0,315	29,014
	<i>A. saccharinum</i>	21	150	1,521	0,873	12,454
Кар.	<i>A. campestre</i>	19	146	24,701	8,591	22,093
	<i>A. negundo</i>	19	135	3,287	1,115	20,947
	<i>A. saccharinum</i>	19	138	2,228	1,674	9,670

Примечание: см. табл. 4; $F_{0,001} = 2,51$.

Табл. 7

Критерий различия среднего уровня сезонной динамики значений относительных показателей содержания фотосинтетических пигментов

Сравниваемые пары	хл. а / хл. b			(хл. а + хл. b) / каротиноиды		
	k_1	k_2	F_1	k_1	k_2	F_1
<i>A. campestre</i> – <i>A. negundo</i>	1	306	3,835	1	280	38,532
<i>A. campestre</i> – <i>A. saccharinum</i>	1	309	1,961	1	284	53,310
<i>A. saccharinum</i> – <i>A. negundo</i>	1	297	0,695	1	272	18,714

Примечание: см. табл. 4; $F_{0,05} = 3,87$, $F_{0,01} = 6,72$, $F_{0,001} = 10,83$.

Наибольшую изменчивость хлорофиллы имеют у *A. campestre*, наименьшую – у *A. negundo*. Очень велика разница по варьированию уровней каротиноидов между *A. campestre* с одной стороны и *A. saccharinum* и *A. negundo* – с другой. Таким образом, *A. campestre* активнее реагирует на внешние факторы, чем *A. saccharinum* и *A. negundo*. С учетом того, что уровень каротиноидов является показателем реакции растений на внешний стресс, которым в регионе в летний период является засуха, полученные результаты косвенно подтверждают наличие у древесных растений активной и пассивной стратегии приспособления к засухе [16]. Активная стратегия приспособления к засухе – у *A. campestre*. Этот вид относится к весьма засухоустойчивым растениям, существенно не меняющим под действием засухи характер ростовых процессов и состояние различных органов (листья, побеги, цветки и плоды), не нуждающимся в поливе и не имеющим отклонений в росте и развитии после периода засухи [19]. Это, в соответствии с классификацией П.А. Ген-

келя [5], – гемиксерофит, который обладает глубокой корневой системой, доходящей до уровня грунтовых вод, в связи с чем он хорошо снабжен водой и способен увеличивать ее потребление. Относительно высокий уровень фотосинтетических пигментов (в особенности каротиноидов) при его высоком варьировании может свидетельствовать об активной реакции этого вида на изменение внешних факторов. *A. negundo* имеет пассивную стратегию адаптации к засухе, заключающуюся в замедлении или прекращении ростовых процессов, сбрасывании листьев (иногда полностью) и вхождении в состояние вынужденного покоя.

Это предположение подтверждает анализ динамики относительных показателей содержания пигментов. *A. campestre* резко отличается от *A. saccharinum* и *A. negundo* по показателю отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам (рис. 4). Доля каротиноидов по отношению к хлорофиллам у этого вида достоверно выше (табл. 7). Динамика соотношения хлорофиллов а и b у всех трех видов клена одинакова. Разли-

чия между соотношениями этих двух хлорофиллов у *A. campestre*, *A. saccharinum* и *A. negundo* в среднем по сезонной динамике статистически не значимы.

Значительно сложнее отделить действие климатических факторов от естественного процесса развития листа и других неконтролируемых факторов. Наиболее информативными в этом отношении фотосинтетическими пигментами являются каротиноиды и отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам. Относительно засушливый период в течение лета при-

дился на июль, для которого был характерен резкий подъем содержания каротиноидов, во влажный август происходило падение этого показателя, а в засушливый сентябрь вновь рост (рис. 5). В октябре преобладают эндогенные процессы, связанные с отмиранием листа. Соответственно изменялся в течение сезона и показатель отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам (рис. 6). Реакция фотосинтетических пигментов на изменение климатических факторов у *A. campestre* выше, чем у *A. saccharinum* и *A. negundo*.

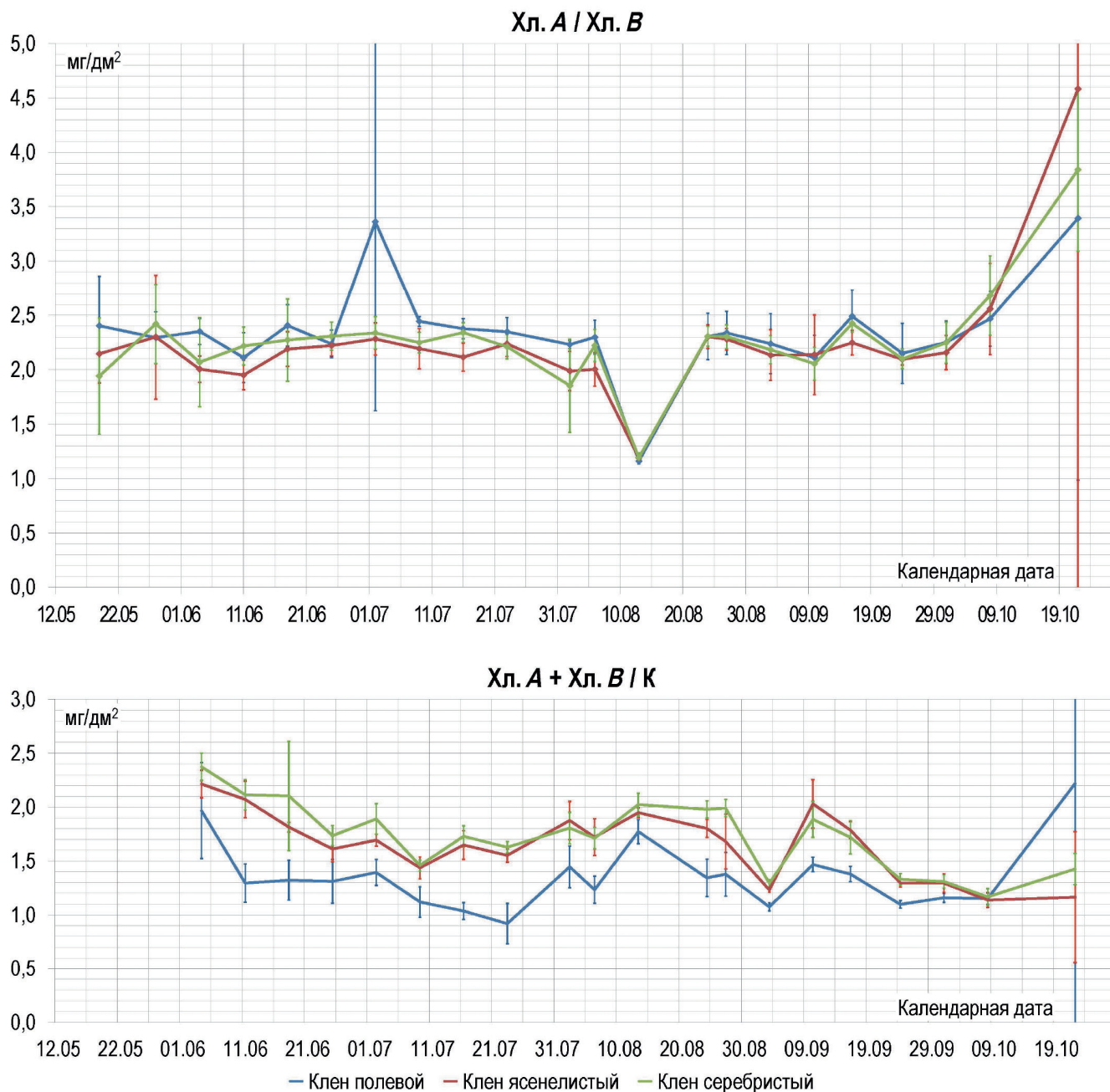


Рис. 4. Сезонные изменения относительных показателей содержания фотосинтетических пигментов кленов

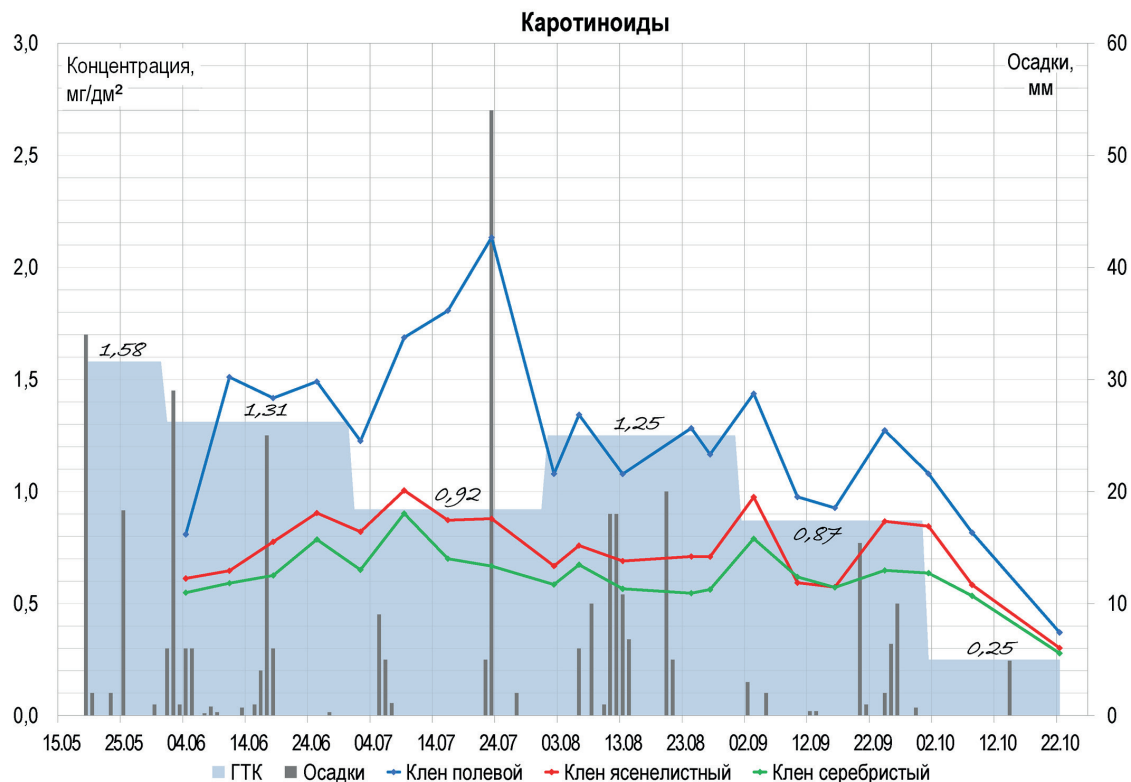


Рис. 5. Сопоставление сезонной динамики каротиноидов у кленов с уровнями осадков (мм) и ГТК

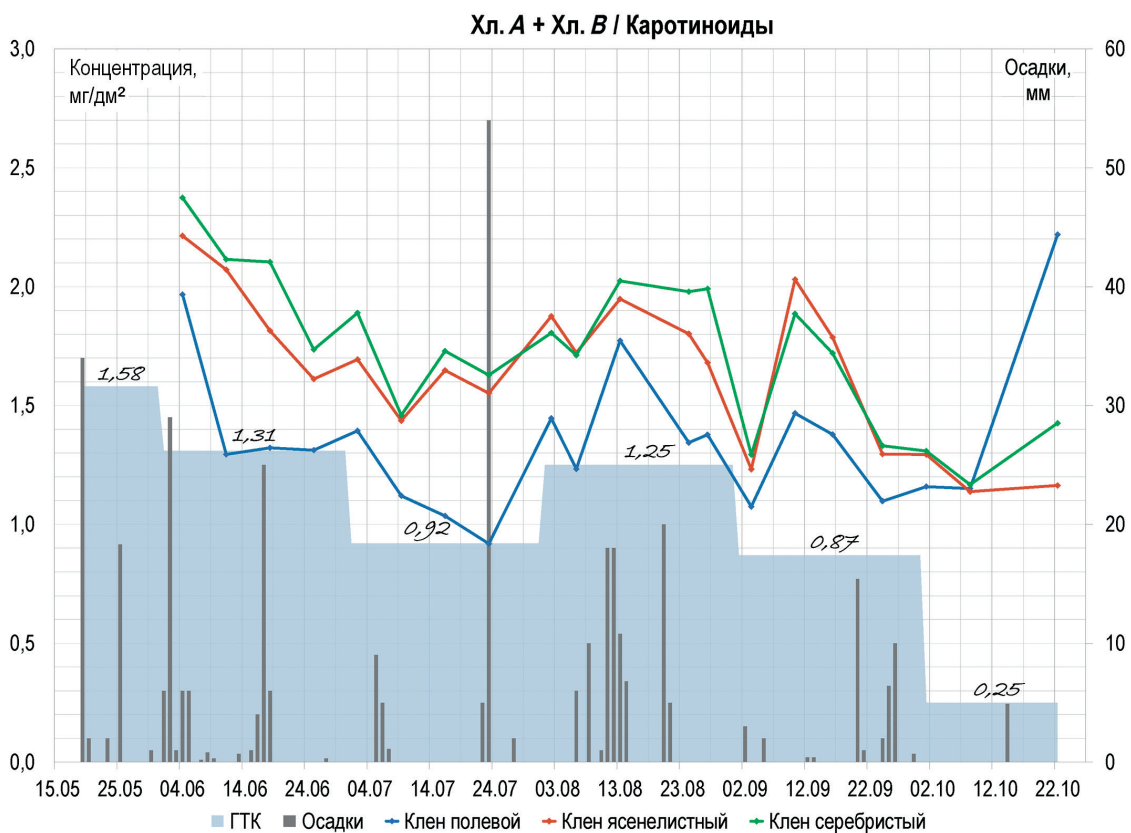


Рис. 6. Сопоставление сезонной динамики отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам у кленов со значениями осадков (мм) и ГТК

Заключение

Сезонные изменения содержания хлорофиллов *a* и *b* в листьях у *A. campestre*, *A. saccharinum* и *A. negundo* одинаковы, при этом изменения каротиноидов у *A. campestre* отличаются от таковых у *A. saccharinum* и *A. negundo*.

Качественные и количественные параметры сезонных изменений содержания хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов различаются независимо от вида.

Все виды кленов достоверно различаются по средним за сезон уровням всех фотосинтетических пигментов. Самые высокие уровни характерны для *A. campestre*.

Клену *A. campestre* в сравнении с *A. saccharinum* и *A. negundo* свойственно более высокое варьирование содержания фотосинтетических пигментов в ходе сезона, а также большая доля каротиноидов относительно хлорофиллов. Вместе с особенностями реакции на погодные условия это косвенно свидетельствует об активной стратегии приспособления к засухе у *A. campestre* и пассивной у *A. negundo*.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания в сфере научной деятельности № 0852-2020-0029.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Абдурахманова ИГ. Новый метод определения общего содержания хлорофилла в кроне растений. Теоретическая и прикладная экология. 2016;(2):20-4.
2. Агроклиматические ресурсы Ростовской области. Л.: Гидрометеиздат; 1972.
3. Белова ТА, Бабкина ЛА. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях древесных растений средней полосы России. Auditorium. 2017,14(2):34-8. URL: <https://auditorium.kursksu.ru/#new-number?id=67>.
4. Бессчетнов ВП, Воробьев РА, Горюнов МИ. Содержание хлорофилла в хвое представителей рода ель (*Picea* L.) в условиях интродукции в Нижегородскую область. В кн.: Труды факультета лесного хозяйства Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии: сборник научных статей. Нижний Новгород: Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия; 2011. С. 49-56.
5. Генкель ПА. Физиология растений с основами микробиологии. М.: Просвещение; 1965.
6. Гусев МВ. Малый практикум по физиологии растений. М.: МГУ; 1982.
7. Ерошенко ФВ, Сторчак ИГ, Шестакова ЕО. Связь вегетационного индекса NDVI с содержанием хлорофилла в растениях озимой пшеницы. Аграрный вестник Урала. 2018,171(4):2. DOI: 10.25930/1se7-wj26.
8. Заплатин БП. Биотестирование атмосферных загрязнений по содержанию хлорофилла и активности полифенолоксидазы. Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. 2008;(14):82-7.
9. Зозулин ГМ, Федяева ВВ, редакторы. Флора Нижнего Дона (опредетель). Ростов-на-Дону: Ростовский государственный университет; 1984.
10. Зозулин ГМ. Леса Нижнего Дона. Ростов-на-Дону: Ростовский государственный университет; 1992.
11. Золотухин АИ, Супига ЕМ. Сорные древесные растения. В кн.: Вопросы экологии охраны природы в лесостепной и степной зонах. Самара: Самарский университет; 1999:192-6.
12. Иванов ЛА, Иванова ЛА, Ронжина ДА, Юдина ПК. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале. Физиология растений. 2013;60:856. DOI: 10.7868/S0015330313050072.
13. Иванов ЛА, Ронжина ДА, Юдина ПК, Золотарева НВ, Калашникова ИВ, Иванова ЛА. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества. Физиология растений. 2020;67(3):278-88. DOI: 10.31857/S0015330320030112.
14. Климат Ростова-на-Дону. Л.: Наука; 1987.
15. Козловский БЛ, Куропятников МВ, Федоринова ОИ. Основной и дополнительный ассортимент древесных растений для зеленого строительства на юго-западе Ростовской области. Инженерный вестник Дона. 2013,25(2):1-16. URL: http://www.ivdon.ru/uploads/article/pdf/IVD_54_Kozlovsky.pdf_1633.pdf.
16. Козловский БЛ, Куропятников МВ, Федоринова ОИ. Фенология древесных интродуцентов Ботанического сада ЮФУ. Ростов-на-Дону,

- Таганрог: Южный федеральный университет; 2020.
17. Козловский БЛ, Куропятников МВ, Федоринова ОИ. Эколого-биологическая характеристика древесных растений урбанофлоры Ростова-на-Дону. Известия Иркутского государственного университета. Сер. Биол. Экол. 2011, 4(2):38-43.
 18. Козловский БЛ, Огородников АЯ, Огородникова ТК, Куропятников МВ, Федоринова ОИ. Цветковые древесные растения Ботанического сада Ростовского университета: экология, биология, география. Ростов-на-Дону: Старые русские; 2000.
 19. Козловский БЛ, Огородникова ТК, Куропятников МВ, Федоринова ОИ. Ассортимент древесных растений для зеленого строительства в Ростовской области. Ростов-на-Дону: Южный федеральный университет; 2009.
 20. Кузнецов РВ, Осипова ЕА, Помогайбин ЕА. Особенности сезонной динамики фотосинтетических пигментов в листьях некоторых древесных интродуцентов в лесостепи Среднего Поволжья. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009;11(1, Часть 4):715-8.
 21. Кутузова ОГ, Якушевская ЕБ. Зависимость содержания хлорофилла в листьях *Ulmus pumila* L. от концентрации тяжелых металлов. Известия Уфимского научного центра РАН. 2013,(3):118-20.
 22. Назарова ЮВ, Михайлова ИВ, Карманова ДС. Анализ содержания магния и хлорофилла в *Urtica dioica*, произрастающей на территории Оренбургской области. В кн.: Научные исследования: теория, методика и практика. Чебоксары: Центр научного сотрудничества «Интерактив плюс»; 2017. С. 35-8.
 23. Огородников АЯ. Методика визуальной оценки биоэкологических свойств древесных растений в населенных пунктах степной зоны. В кн.: Итоги введения растений. Ростов-на-Дону: РГУ; 1993. С. 50-8.
 24. Параскевопуло МФ, Сунцова ЛН, Иншаков ЕМ. Изучение пигментного состава некоторых видов древесных растений в условиях техногенного загрязнения города Красноярска. Хвойные бореальной зоны. 2017;35(1-2):54-9.
 25. Плохинский НА. Биометрия. М.: МГУ, 1970.
 26. Погода и климат. URL: <http://pogodaiklimat.ru> (дата обращения: 16.07.2020).
 27. Сарсацкая АС. Содержание фотосинтетических пигментов у древесных пород городских насаждений. Вестник КемГУ. Серия: Биологические, технические науки и науки о Земле. 2017;(4):9-14.
 28. Скочилова ЕА, Закамская ЕС. Влияние городской среды на содержание хлорофилла и аскорбиновой кислоты в листьях *Tilia cordata* (Tiliaceae). Растительные ресурсы. 2013; 49(4):541-7.
 29. Соколова ГГ, Богатова ВА. Динамика содержания хлорофиллов в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающей в парках города Барнаула. Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2019;(18):531-4. DOI: 10.14258/pbssm.2019112.
 30. Федоринова ОИ, Куропятников МВ, Козловский БЛ. Итоги интродукционного испытания видов рода клен (*Acer* L.) в Ботаническом саду Южного федерального университета. Ростов-на-Дону: Южный федеральный университет; 2017.
 31. Шаркаева ЭШ, Лукаткин АС. Влияние урбанизированной среды на морфологические показатели и содержание хлорофилла в хвое сосны обыкновенной. В кн.: Проблемы озеленения крупных городов. Сборник материалов XVII международной научно-практической конференции: 2016 август 24-5. Москва: ВДНХ, 2016. С. 137-9.
 32. Яшин ДА, Зайцев ГА. Содержание пигментов фотосинтеза в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth) и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях Уфимского промышленного центра. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015;17(6):274-7.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Abdurrakhmanova IG. [A new method for determination of total chlorophyll in plant heads]. *Teoreticheskaya i Prikladnaya Ekologiya*. 2016;(2):20-4. (In Russ.)
 2. *Agroklimaticheskiye Resursy Rostovskoy Oblasti*. Leningrad: Gidrometizdat; 1972. (In Russ.)
 3. Belova TA, Babkina LA. [Changes in the content of chlorophyll and carotenoids in the leaves of trees growing in Middle Russia]. *Auditorium*. 2017;14(2):34-8. URL: <https://auditorium.kursksu.ru/#new-number?id=67>. (In Russ.)
 4. Besschetnov VP, Vorobyev RA, Goriunov MI. [Chlorophyll content in the needles of *Picea* species introduced in Nizhegorodskaya Oblast]. In: *Trudy Fakulteta Lesnogo Khozyaystva Nizhegorodskoy Gosudarstvennoy Selskokhozyaystvennoy Akademii*. Nizhny Novgorod: Nizhegorodskaya Gosudarstvennaya Selskokhozyaystvennaya Akademiya; 2011. P. 49-56. (In Russ.)
 5. Genkel PA. *Fiziologiya Rasteniy s Osnovami Mikrobiologii*. Moscow: Prosveshcheniye; 1965. (In Russ.)

6. Gusev MV. Malyy Praktikum po Fiziologii Rasteniy. Moscow: MGU; 1982. (In Russ.)
7. Yeroshenko FV, Storchak IG, SHestakova YEO. [An association of the vegetation index NVDI with chlorophyll content in winter wheat plants]. *Agrarnyi Vestnik Urala*. 2018;171(4):2. DOI: 10.25930/1se7-wj26. (In Russ.)
8. Zaplatin BP. [Using chlorophyll content and polyphenol oxidase activity for biological testing of air pollution]. *Izvestiya Penzenskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta im. V.G. Belinskogo*. 2008;(14):82-7. (In Russ.)
9. Zozulin GM, Fedyayeva VV, eds. Flora Nizhnego Dona (Opredelitel). Rostov-on-Don: RGU; 1984. (In Russ.)
10. Zozulin GM. Lesa Nizhnego Dona. Rostov-on-Don: RGU; 1992. (In Russ.)
11. Zolotukhin AI, Supiga YEM. [Undesirable arboreal plants]. In: *Voprosy Ekologii Okhrany Prirody v Lesostepnoy i Stepnoy Zonakh*. Samara: Samarskiy Universitet; 1999. P. 192-6. (In Russ.)
12. Ivanov LA, Ivanova LA, Ronzhina DA, YUDina PK. [Changes in chlorophyll and carotenoids contents in the leaves of steppe plants along the latitudinal gradient in South Urals]. *Fiziologiya Rasteniy*. 2013;60:856. DOI: 10.7868/S0015330313050072. (In Russ.)
13. Ivanov LA, Ronzhina DA, Yudina PK, Zolotareva NV, Kalashnikova IV, Ivanova LA. [Seasonal changes in chlorophyll and carotenoids contents in the leaves of steppe and forest plants at the species and community levels]. *Fiziologiya Rasteniy*. 2020,67(3):278-88. DOI: 10.31857/S0015330320030112. (In Russ.)
14. *Klimat Rostova-na-Donu*. Leningrad: Nauka; 1987. (In Russ.)
15. Kozlovskiy BL, Kuropiatnikov MV, Fedorinova OI. [The main and additional assortments of tress for greening purposes in the southwest of Rostov Region]. *Inzhenernyi Vestnik Dona*. 2013;25(2):1-16. URL: http://www.ivdon.ru/uploads/article/pdf/IVD_54_Kozlovsky.pdf_1633.pdf. (In Russ.)
16. Kozlovskiy BL, Kuropiatnikov MV, Fedorinova OI. Fenologiya Drevesnykh Introdutsentov Botanicheskogo Sada YUFU. Rostov-on-Don, Taganrog: Yuzhnyy Federalnyy Universitet; 2020. (In Russ.)
17. Kozlovskiy BL, Kuropiatnikov MV, Fedorinova OI. [Ecological and biological characteristics of trees in the urban flora of Rostov-on-Don]. *Izvestiya Irkutskogo Gosudarstvennogo Universiteta Seriya Biologiya Ekologiya*. 2011;4(2):38-43. (In Russ.)
18. Kozlovskiy BL, Ogorodnikov AYA, Ogorodnikova TK, Kuropiatnikov MV, Fedorinova OI. Tsvetkovye Drevesnye Rasteniya Botanicheskogo Sada Rostovskogo Universiteta: Ekologiya, Biologiya, Geografiya. Rostov-on-Don: Starye Russkiye; 2000. (In Russ.)
19. Kozlovskiy BL, Ogorodnikova TK, Kuropiatnikov MV, Fedorinova OI. Assortiment Drevesnykh Rasteniy Dlya Zelenogo Stroitelstva v Rostovskoy Oblasti. Rostov-on-Don: Yuzhnyi Federalnyi Universitet, 2009. (In Russ.)
20. Kuznetsov RV, Osipova YEA, Pomogaybin YEA. [Specific features of seasonal changes in photosynthetic pigments in leaves of some introduced trees in the forest-steppe regions around Middle Volga]. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk*. 2009;11(1, Pt. 4):715-8. (In Russ.)
21. Kutuzova OG, Yakushevskaya YeB. [The dependence of chlorophyll content on heavy metals in the leaves of *Ulmus pumila* L.]. *Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2013;(3):118-20. (In Russ.)
22. Nazarova YUV, Mikhaylova IV, Karmanova DS. [Analysis of magnesium and chlorophyll contents in *Urtica dioica* growing in the territory of Orenburg Region]. In: *Nauchnye Issledovaniya: Teoriya, Metodika i Praktika*. Cheboksary: Tsentr Nauchnogo Sotrudnichestva «Interaktiv Plus»; 2017. P. 35-8. (In Russ.)
23. Ogorodnikov AYA. [Methodology of visual assessment of bioecological properties of trees in settlements located in the steppe zone]. In: *Itogi Vvedeniya Rasteniy*. Rostov-on-Don: RGU; 1993. P. 50-8. (In Russ.)
24. Paraskevopulo MF, Suntsova LN, Inshakov YEM. [Studies of the pigment composition of some tree species under anthropogenic pollution in Krasnoyarsk]. *Khvoynye Borealnoy Zony*. 2017;35(1-2):54-9. (In Russ.)
25. Plokhinskiy NA. *Biometriya*. Moscow: MGU; 1970. (In Russ.)
26. *Pogoda i Klimat*. URL: <http://pogodaiklimat.ru> (Accession date: 16.07.2020). (In Russ.)
27. Sarsatskaya AS. [Photosynthetic pigments contents in trees of urban green areas]. *Vestnik KemGU. Seriya Biologicheskkiye, Tekhnicheskkiye Nauki i Nauki o Zemle*. 2017;(4):9-14. (In Russ.)
28. Skochilova YeA, Zakamskaya YeS. [The influence of urban environment on chlorophyll and ascorbic acid contents the leaves of *Tilia cordata* (Tiliaceae). Vliyaniye gorodskoy sredy na sodержaniye khlorofilla i askorbinovoy kisloty v listyakh *Tilia cordata* (Tiliaceae)]. *Rastitelnye Resursy*. 2013;49:541-7. (In Russ.)
29. Sokolova GG, Bogatova VA. [Changes in chlorophyll contents in the leaves of the birch *Betula*

- pendula* Roth. growing in city parks of Barnaul]. Problemy Botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii. 2019;(18):531-4. DOI: 10.14258/pbssm.2019112. (In Russ.)
30. Fedorinova OI, Kuropyatnikov MV, Kozlovskiy BL. Itogi Introduktsionnogo Ispytaniya Vidov Roda Klen (*Acer* L.) v Botanicheskom Sadu Yuzhnogo Federalnogo Universiteta. Rostov-on-Don: Yuzhnyi Federalnyi Universitet; 2017. (In Russ.)
 31. Sharkayeva ESh, Lukatkin AS. [The influence of urban environment on the morphological characteristics of and chlorophyll content in pine needles]. In: Problemy Ozeleneniya Krupnykh Gorodov. Moscow: VDNKh; 2016. P. 137-9. (In Russ.)
 32. Yashin DA, Zaytsev GA. [Photosynthetic pigment contents in the leaves of birch *Betula pendula* Roth. and oak *Quercus robur* L. under conditions of Ufa industrial center]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk. 2015;17(6):274-7. (In Russ.)
 33. Chaerle L, Van Der Straeten D. Imaging techniques and early detection of plant stress. Trends Plant Sci. 2000;5(11):495-501.
 34. Daughtry CST, Warthall CI, Kim MS, de Colstoun EB, McMurtrey JF. Estimating leaf chlorophyll concentration for leaf and canopy reflectance. Remote Sens Environ. 2000;74:229-39.
 35. Dawson TP, North PRJ, Plummer SB, Curran PJ. Forest ecosystem chlorophyll content: implications for remotely sensed estimates of net primary productivity. Int J Remote Sens. 2003;24(3):611-7.
 36. Dmitriev PA, Kozlovskiy BL, Kupriushkin DP, Lysenko VS, Rajput VD, Ignatova MA, Tarik EP, Kapralova OA, Tokhtar VK, Singh AK, Minkina TM, Varduni TV, Sharma M, Taloor AK, Thapliyal A. Identification of species of the genus *Acer* L. using vegetation indices calculated from the hyperspectral images of leaves. Remote Sensing Applic Soc Environ. 2022;25:100679. DOI:10.1016/j.rsase.2021.100679.
 37. Gitelson AA, Merzlyak MN. Quantitative estimation of chlorophyll-a using reflectance spectra: experiments with autumn chestnut and maple leaves. J Photochem Photobiol B Biol. 1994;22:247-52.
 38. Gitelson AA, Viña A, Verma SB, Rundquist DC, Arkebauer TJ, Keydan G, Leavitt B, Ciganda V, Burba GG, Suyker AE. Relationship between gross primary production and chlorophyll content in crops: Implications for the synoptic monitoring of vegetation productivity. J Geophys Res. 2006;111(D8):11. DOI:10.1029/2005JD006017.
 39. Hunt ER, Daughtry CS, Eitel JUH, Long DS. Remote sensing leaf chlorophyll content using a visible band index. Agronomy J. 2011;103(4):1090-9.
 40. Kattenborn T, Schiefer F, Zarco-Tejada P, Schmidlein S. Advantages of retrieving pigment content [$\mu\text{g}/\text{cm}^2$] versus concentration [%] from canopy reflectance. Remote Sens. Environ. 2019;230:111195.
 41. Kozlovskiy BL, Kuropyatnikov MV, Fedorinova OI, Sereda MM, Kapralova OA, Dmitriev PA, Varduni TV. Adventive tree species in urban flora of Rostov-on-Don. Biological Bulletin of Bogdan Chmel'nitskiy Melitopol State Pedagogical University. 2016;6(3):430-7. Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/adventive-tree-species-in-urban-flora-of-rostov-on-don/viewer>.
 42. Lev-Yadun S, Gould KS. Role of anthocyanins in plant defence. In: Anthocyanins. New York, NY: Springer; 2008. P. 22-8. DOI:10.1007/978-0-387-77335-3_2.
 43. Merzlyak MN, Gitelson AA, Chivkunova OB, Rakitin VY. Non-destructive optical detection of pigment changes during leaf senescence and fruit ripening. Physiol Plantarum. 1999;106:135-41.
 44. Penuelas J, Filella I. Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. Trends Plant Sci. 1998;4: 151-6.
 45. Richardson DM, Pysek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta D, West CJ. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Divers Distribut. 2000;6(2):93-107.
 46. Zarco-Tejada PJ, Camino C, Beck PSA, Calderon R, Hornero A, Hernández-Clemente R, Gonzalez-Dugo V. Previsual symptoms of *Xylella fastidiosa* infection revealed in spectral plant-trait alterations. Nature Plants. 2018;4:432-9.
 47. Zarco-Tejada PJ, Miller JR, Harron J, Hu B, Noland TL, Goel N, Mohammed G, Sampson P. Needle chlorophyll content estimation through model inversion using hyperspectral data from boreal conifer forest canopies. Remote Sens Environ. 2004;89(2):189-99.
 48. Zarco-Tejada PJ, Miller JR, Mohammed GH, Noland TL, Sampson PH. Vegetation stress detection through chlorophyll a + b estimation and fluorescence effects on hyperspectral imagery. J Environ Qual. 2002;31:1433-41.