

УФИМСКИЙ ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ – ОБОСОБЛЕННОЕ СТРУКТУРНОЕ  
ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО  
НАУЧНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ УФИМСКОГО ФЕДЕРАЛЬНОГО  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Уразгильдин Руслан Вилисович

ЛЕСООБРАЗУЮЩИЕ ВИДЫ ПРЕДУРАЛЬЯ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕНЕЗА:  
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА,  
ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТЬ, АДАПТИВНЫЕ РЕАКЦИИ, АДАПТИВНЫЕ  
СТРАТЕГИИ

06.03.02 – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация  
(биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук

Научный консультант: д.б.н., профессор Кулагин А.Ю.

Уфа – 2021

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Список сокращений .....	3
Введение .....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ .....	15
1.1. Древесные растения в условиях углеводородного загрязнения.....	15
1.2. Влияние техногенеза на морфологию ассимиляционного аппарата .....	23
1.3. Влияние техногенеза на водный обмен ассимиляционного аппарата .....	34
1.4. Влияние техногенеза на пигментный комплекс ассимиляционного аппарата.....	45
1.5. Аккумуляция тяжелых металлов и их влияние на растительные организмы	61
1.6. Влияние техногенеза, абиотических и биотических факторов на дендрохронологические параметры древесных растений .....	74
1.7. Влияние техногенеза на корневые системы древесных растений .....	81
1.8. Влияние техногенеза на жизненное состояние деревьев и древостоев .....	88
1.9. Адаптивные стратегии растений к техногенезу .....	98
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ .....	113
2.1. Характеристика района исследований .....	113
2.2. Характеристика объектов исследований .....	119
2.3. Техногенное загрязнение района исследований и выделение функциональных зон.....	140
2.4. Обоснование выбора объектов исследований, таксационная характеристика древостоев, описание почв древостоев .....	142
2.5. Методы исследований.....	146
2.6. Объем исследований .....	163
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ .....	165
3.1. Морфология хвои/листьев и побегов .....	165
3.2. Водный обмен хвои/листьев .....	175
3.3. Пигментный комплекс хвои/листьев.....	192
3.4. Аккумуляция тяжелых металлов в хвое/листьях и в почве .....	208
3.5. Дендрохронологические исследования.....	219
3.6. Корневые системы.....	245
3.7. Относительное жизненное состояние древостоев .....	267
3.8. Адаптивные стратегии древесных видов к углеводородному загрязнению	272
Заключение .....	282
ВЫВОДЫ .....	290
Список литературы .....	294

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- ДВН – дефицит водного насыщения;
- ИТ – интенсивность транспирации;
- ОСВ – относительное содержание воды;
- ОЭЗ – особая экономическая зона;
- ПАУ – полициклические ароматические углеводороды;
- ПДК – предельно допустимые концентрации;
- ПОВ – почвенные органические вещества;
- РОВ – разложившееся органическое вещество;
- ТМ – тяжелые металлы;
- УПЦ – Уфимский промышленный центр;
- Ch1*a* – хлорофилл *a*;
- Ch1*b* – хлорофилл *b*;
- Car – каротиноиды;
- ТCh1 – сумма хлорофиллов (общий хлорофилл).

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность.** Производственная деятельность человека приводит к серьезным изменениям природных комплексов. Загрязнение окружающей среды химическими элементами в масштабах целых экосистем является наиболее значимым результатом этой деятельности. Техногенное загрязнение окружающей среды не только подавляет процессы роста и развития растений на всех структурно-функциональных уровнях их организации, но, вследствие отсутствия у большинства растений специальных адаптивных приспособлений к повреждающему действию химических элементов, может вызывать изменения на генетическом уровне. Однако, из всего разнообразия растительных организмов древесные растения являются наиболее устойчивыми к действию промышленных выбросов и способны в значительных количествах аккумулировать вредные вещества без заметного вреда для себя, тем самым эффективно способствуя снижению загрязнения окружающей среды.

На территории Российской Федерации имеется множество различных промышленных центров, оказывающих влияния на экологическое состояние прилегающих природных комплексов. Достаточно назвать такие крупные промышленные зоны, как ОЭЗ «Алабуга» (Республика Татарстан), ОЭЗ «Липецк» (Липецкая область), ОЭЗ Тольятти (Самарская область), ОЭЗ «Титановая долина» (Свердловская область), ОЭЗ «СТУПИНО КВАДРАТ» (Московская область), ОЭЗ «Центр» (Воронежская область), ОЭЗ «Кулибин» (Нижегородская область) и др. Можно найти достаточно обширное количество работ, посвященных исследованию влияния загрязнения от перечисленных источников на древесные растения. В отличие от этих индустриальных центров, своеобразие Предуралья заключается в уникальном сочетании природных и техногенных факторов. Прежде всего, территория является пересечением лесной и лесостепной зон и находится на границе с горнолесной зоной – такое сочетание нескольких природно-климатических комплексов накладывает своеобразие на видовое разнообразие растительности. На территории Предуралья представлено более 20 лиственных и хвойных древесных видов, причем у ряда лесообразующих видов



здесь проходят границы их ареалов естественного распространения. Республика Башкортостан – регион, располагающий значительными запасами нефти и других полезных ископаемых, с высокой концентрацией мощных промышленных комплексов по переработке углеводородного сырья и других разнообразных химических производств. Столь интенсивная промышленная деятельность привела к появлению техногенно нарушенных ландшафтов, в которых древесные растения играют основную роль в ограничении циркуляции промышленных эксгалатов. Город Уфа является крупным промышленным центром Предуралья, однако, при высокой концентрации промышленных объектов на его территории лесопокрываемая площадь зеленой зоны города занимает 21576 га, что составляет всего около 23% от требуемой по нормативам. Основные площади санитарно-защитных насаждений являются лесными культурами 40-50-х годов и находятся на границе эффективного выполнения санитарно-экологических функций, что влечет необходимость их реконструкции либо замены. Значительная площадь зеленых насаждений города находится в ведении различных организаций нелесохозяйственного профиля, не проводящих должного ухода за насаждениями. В северном промышленном узле города сосредоточены производственные предприятия нефтехимического профиля, влияющие на экологическую обстановку города за счет выброса целого комплекса углеводородов в окружающую среду. Следует отметить, что углеводородное загрязнение неоднозначно влияет на состояние растительных организмов, в одном случае стимулируя, а в другом – подавляя те или иные процессы, что приводит к полиморфизму адаптивных реакций на всех структурно-функциональных уровнях организации.

Накоплен обширный материал о влиянии различных видов загрязнений на травянистые, кустарниковые и древесные виды. Древесные растения отличаются более сложной структурно-функциональной организацией, вследствие чего реакции на внешние воздействия на всех уровнях носят, как правило, видоспецифический характер и отличаются от «классических» представлений о механизмах «стресс → эффект». Поэтому в обзорных публикациях нередко

встречаются упоминания об «отрицательных», «нейтральных» и «положительных» эффектах. Вне зависимости от видовой принадлежности древесных растений и их эколого-биологических характеристик, это относится ко всем уровням организации растительного организма. Исследование одного и того же параметра, но в разных типах загрязнения, или увеличение градаций степени загрязнения одного и того же поллютанта преумножает вариации видоспецифических реакций.

Все это обуславливает уникальность данного промышленного полигона и необходимость изучения состояния насаждений, произрастающих в условиях нефтехимического загрязнения окружающей среды, анализа их адаптивных реакций, адаптивных стратегий и адаптивного потенциала, выявления наиболее устойчивых древесных пород для использования их в лесокультурной и озеленительной практике.

**Степень разработанности темы исследования.** Диссертационная работа посвящена оценке адаптивных реакций, адаптивных стратегий и адаптивного потенциала лесообразователей к техногенным факторам. В русле представленных исследований ряд работ в значительной мере способствовали изучению влияния техногенеза на морфологию ассимиляционного аппарата (напр. Бухарина и др., 2007; Жиров и др., 2007; Тужилкина, Плюснина, 2014; Донцов и др., 2016; Лебедевич, 2016; Легощина, 2016; Василевская, Сидорчук, 2018; Poerter et al., 2009; Seyyednejad et al., 2013; Jochner et al., 2015; Qadir et al., 2016; Swain et al., 2016; Areington, Sershen, 2017; Rostunov et al., 2017; Chaudhary, Rathore, 2019 и др.), водный обмен ассимиляционного аппарата (напр. Демаков, 2002; Неверова и др., 2002; Неверова, Колмогорова, 2002; Сенькина, 2002; Костюченко, 2005; Васильева, 2011; Сунцова и др., 2011; Цандекова, Колмогорова, 2016; Сенькина, 2017; Meinzer, 2001; Schreuder et al., 2001; Wang et al., 2011, 2012, 2014; Singh et al., 2017; Klamerus-Iwan et al., 2018; Skrynetska et al., 2018 и др.), пигментный комплекс ассимиляционного аппарата (напр. Кулагин, 2006; Кавеленова и др., 2008; Кириенко, Терлеева, 2009; Колмогорова, 2009; Васильева, 2011; Ахмадуллин, 2014; Баландайкин, 2014; Gao et al., 2016; Qadira et al., 2016; Swain et

al., 2016; Areington et al., 2017; More, Chaubal, 2017; Molnár et al., 2018; Mukherjee, Agrawal, 2018; Chaudhary, Rathore, 2019 и др.), дендрохронологические параметры (напр. Киселев и др., 2010; Кучеров, Мулдашев, 2011; Чжан и др., 2013; Кладько, Бенькова, 2018; Ferretti et al., 2002; McLaughlin et al., 2002; Kuang et al., 2008; Elling et al., 2009; Song et al., 2009; Stravinskiene et al., 2013; Duszyński, 2014; Godek et al., 2015; Barniak, Krapiec, 2016; Sensuła et al., 2017; Rutkiewicz, Malik, 2018; Łuszczynska et al., 2018 и др.), корневые системы древесных растений (напр. Ярмишко, 2002; Зайцев, Кулагин, 2005, 2008; Васильева и др., 2011; Ахмадуллин, Зайцев, 2013; Mauer, Palátová, 2003; Puhe, 2003; Lux et al., 2004, 2011; Newman, Hart, 2006; Cudlín et al., 2007; Brunner et al., 2008; Albrechtová et al., 2017 и др.), жизненное состояние древостоев (напр. Автухович и др., 2000; Гришко и др., 2002; Неверова, Колмогорова, 2002; Яновский, 2002; Курбатова и др., 2004; Рунова и др., 2005; Сарбаева, 2005; Турмухаметова, 2005; Колмогорова, 2006; Бухарина, 2007; Ковылина и др., 2008; Effects..., 2002; Lorenz et al., 2003; Percya, Ferretti, 2004; Vacek et al., 2013; Jakovljević et al., 2019 и др.), аккумуляцию тяжелых металлов и их влияние на растительные организмы (напр. Ильин, Сысо, 2001; Клепикова и др., 2002; Мацкунас и др., 2002; Черненкова, 2004; Сухарева, Лукина, 2004; Федорова, 2005; Баимова, 2009; Кулагин и др., 2010; Радостева, 2011; Гиниятуллин, 2012; Mengel, Kirby, 2001; Kosiba, 2008; Sun et al., 2010; Yaylalı-Abanuz, 2011; Korzeniowska et al., 2014; Achadul et al., 2015; Bing et al., 2015; Lianga et al., 2017; Madejón, et al., 2018; García-Sánchez et al., 2019 и др.).

Однако, в этих трудах ученых как правило рассматривается один определенный орган (как правило ассимиляционный аппарат вследствие его доступности и тесного контакта с окружающей средой) или ограниченная группа параметров или процессов, а не все древесное растение в целом. Редко оцениваются эффекты в динамике вегетационного периода и в многолетней динамике. Отсутствует оценка сути выявленной адаптивной реакции и ее направленности, а также отсутствует увязка в единую адаптивную схему множества выявленных эффектов.

Фундаментальные основы современных представлений об адаптивных

реакциях и стратегиях растений к техногенезу содержатся в ряде работ (напр. Кулагин, 1974, 1980, 1985; Усманов и др., 2001; Жиров и др., 2006; Kozlowsky, Pallardi, 2002; Ramos et al., 2002; Vranova et al., 2002; Zornoza et al., 2002; Lou et al., 2004; Wójcik et al., 2005; Clemens, 2006; Tripathi, Gautam, 2007; Dalcorsio et al., 2008; Guo et al., 2008; Lakshmi et al., 2008; Liu, Ding, 2008; Chen et al., 2009; Gostin, 2009; Joshi, Swami, 2009; Sharma, Dietz, 2009; Xu et al., 2009; Das, Prasad, 2010; Jyothi, Jaya, 2010; Pourkhabbaz et al., 2010; Skiryecz, Inzé, 2010; Hodson, 2012; Hossain et al., 2012; Meerabai et al., 2012; Dalvi, Bhalerao, 2013; Ogunkunle et al., 2013; Das, Roychoudhury, 2014; Singh, Prasad, 2014; Yadav et al., 2014; Kumar et al., 2017; Devi et al., 2017; Zhang et al., 2020 и др.).

В значительной части эти исследования охватывают только анализ видоспецифических адаптивных реакций на отдельных уровнях структурно-функциональной организации, в то время как необходим переход 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).

**Цель работы** – дать эколого-биологическую характеристику основных лесообразователей Предуралья в условиях нефтехимического загрязнения и оценить их адаптивные реакции, стратегии и адаптивный потенциал к комплексу техногенных факторов.

В связи с этим решались следующие **задачи**:

1. Оценка воздействия промышленного загрязнения на такие характеристики, как:
  - морфологические параметры хвои/листьев и побегов (изменение линейных размеров ассимиляционных органов и побегов в сезонной динамике развития);
  - физиологические параметры хвои/листьев (изменение параметров водного обмена и пигментного комплекса, соотношения пигментов в сезонной динамике развития);

- характер аккумуляции тяжелых металлов в хвое/листьях и транслокацию металлов из почвы в хвою/листья;
- дендрохронологические параметры стволовой древесины (изменение величины и чувствительности прироста, длительности онтогенетических периодов, накопления стволовой биомассы в онтогенезе);
- корневые системы различных фракций (изменение насыщенности почвенного профиля поглощающими, проводящими и скелетными корнями, распределения фракций корневых систем по почвенному профилю и перераспределение фракционного состава);
- таксационные, габитуальные параметры древесных растений и комплексные показатели жизненного состояния отдельных деревьев и древостоев в целом;

2. Оценка адаптивных реакций перечисленных параметров.

3. Анализ экологической видоспецифичности древесных видов по отношению к углеводородному загрязнению.

4. Разработка положений об адаптивных стратегиях древесных видов к техногенезу.

5. Оценка адаптивных стратегий и адаптивного потенциала лесообразователей Предуралья к углеводородному загрязнению.

**Научная новизна работы** заключается в выявлении экологической видоспецифичности древесных видов по отношению к углеводородному загрязнению, в уточнении определения адаптивной стратегии древесных видов к техногенезу, в разработке и практической реализации на примере лесообразователей Предуралья в условиях нефтехимического загрязнения классификации адаптивных стратегий и методических подходов к выявлению адаптивных реакций и адаптивных стратегий, а также в выявлении относительной независимости адаптивных реакций на каждом иерархическом структурно-функциональном уровне и относительной независимости адаптивных реакций между иерархическими уровнями.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты исследований вносят вклад в понимание механизмов адаптации древесных

растений к техногенным факторам, раскрывают особенности экологической видоспецифичности древесных видов по отношению к углеводородному загрязнению. Материалы диссертации могут быть использованы в зеленом строительстве при подборе древесных видов для озеленения промышленных зон с преобладанием тех или иных видов загрязнителей, а также при чтении курсов лекций по «лесоведению» и «экологии».

#### **Положения, выносимые на защиту:**

1. Дана сравнительная эколого-биологическая характеристика лесообразователей Предуралья в условиях нефтехимического загрязнения, которая согласуется с тезисами об экологической видоспецифичности и популяционной неоднородности видов. Показана экологическая видоспецифичность древесных видов на иерархических структурно-функциональных уровнях организации: морфология хвои/листьев, физиология хвои/листьев, дендрохронология, корневые системы, комплексный показатель жизненного состояния древостоев.

2. Показана относительная независимость адаптивных реакций на каждом иерархическом структурно-функциональном уровне и относительная независимость адаптивных реакций между иерархическими уровнями. Показаны адаптивные стратегии и адаптивный потенциал исследованных древесных видов к углеводородному загрязнению: 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.

3. Уточнено определение адаптивной стратегии древесных видов к техногенезу. Разработаны и реализованы на примере лесообразователей Предуралья в условиях нефтехимического загрязнения классификация адаптивных реакций и адаптивных стратегий и методические подходы к определению адаптивных реакций и адаптивных стратегий древесных видов к техногенезу.

4. Полученные данные могут стать основой прогнозных оценок

дальнейшего выполнения древостоями своих защитных, санитарно-гигиенических и средостабилизирующих функций, а также прогноза успешности лесоразведения, лесовосстановительных и лесорекультивационных работ на нарушенных территориях.

**Степень достоверности работы.** При выполнении исследований использовались современные, апробированные в лесоведении методы. Эксперименты проводились в достаточной повторности. Достоверность полученных результатов обеспечена использованием в работе комплекса методических подходов: морфологических, физиологических, дендрохронологических, таксационных методов исследования с использованием адекватных методов статистической обработки данных. Выводы обоснованы экспериментальными данными, полностью и в логической последовательности отражают полученные результаты и отражены в печатных работах.

**Апробация работы.** Результаты диссертационной работы были представлены на следующих научных мероприятиях: Вторая Всероссийская научно-практическая конференция «Проблемы геоэкологии Южного Урала» (г. Оренбург, 2005 г.), Всероссийская научная конференция «Устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды» (г. Иркутск, 2007 г.), V Всероссийская научно-практическая конференция «Организация территории: статика, динамика, управление» (г. Уфа, 2008 г.), III Всероссийская научная конференция «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (г. Пущино, 2008 г.), Всероссийская научно-практическая конференция «Неравновесные процессы в природе» (г. Елец, 2010 г.), Международная научная конференция «Антропогенная трансформация природной среды» (г. Пермь, 2010 г.), II (X) Международная ботаническая конференция молодых ученых в Санкт-Петербурге (г. Санкт-Петербург, 2012 г.), Международная научная конференция молодых ученых «Современные проблемы биологии и экологии» (г. Челябинск, 2013 г.), Международная конференция молодых ученых «Актуальные проблемы ботаники и экологии» (г. Щёлкино, Украина, 2013 г.), 2-я Международная междисциплинарная научная конференция «Адаптационные стратегии живых

систем» (Новый Свет, Крым, 2014 г.), Международная научная конференция «История ботаники в России. К 100-летию Русского ботанического общества» (г. Тольятти, 2015 г.), Третья Международная конференция «Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-эколого-экономических систем» (г. Тольятти, 2016 г.), VI International Conference on Landscape Architecture to Support City Sustainable Development «Megacities 2050: Environmental Consequences of Urbanization» (г. Санкт-Петербург, 2018г.), The fourth International Scientific Conference on Ecology and Geography of Plants and Plant Communities (г. Екатеринбург, 2018 г.), Всероссийская конференция с международным участием «Экобиотех» (г. Уфа, 2009, 2015, 2017, 2019 гг.).

**Личный вклад автора.** Автором исследования лично разработана идея и методические подходы исследования. Все результаты исследований, представленные в работе, получены при непосредственном участии автора. Автор являлся организатором и непосредственным участником экспедиций по сбору полевого материала. Автором самостоятельно осуществлен весь объем статистического анализа диссертационных материалов и выполнено обобщение полученных результатов. Дана сравнительная эколого-биологическая характеристика лесообразователей Предуралья в условиях нефтехимического загрязнения, выявлена экологическая видоспецифичность древесных видов по отношению к углеводородному загрязнению, уточнено определение адаптивной стратегии древесных видов к техногенезу, разработаны и реализованы на примере объектов исследования классификация адаптивных реакций и адаптивных стратегий и методические подходы к выявлению адаптивных реакций и адаптивных стратегий.

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано более 60 работ, из которых 3 – в рецензируемых изданиях, индексируемых в базах данных WOS и SCOPUS, 12 – в научных журналах, рекомендованных ВАК для докторов наук по биологическим наукам, 8 – в других рецензируемых журналах перечня ВАК, 5 – монографий и глав в монографиях.

**Соответствие диссертации паспорту научной специальности.**



Диссертационная работа соответствует формуле специальности 06.03.02 – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация (биологические науки) и охватывает области исследований:

– Эколого-физиологические особенности лесных насаждений и древесных пород и разработка научных основ мероприятий по созданию высокопродуктивных древостоев оптимальной структуры.

– Лесоводственные свойства древесных пород и выявление взаимоотношений между ними и средой обитания на разных этапах роста и развития древостоев; разработка и обоснование методов формирования насаждений.

– Водоохранное, водорегулирующее, защитное, санитарно-гигиеническое, почвозащитное, почвообразующее и рекреационное значение леса, разработка мероприятий по усилению средообразующей роли лесов.

– Исследования закономерностей древесного прироста. Разработка методов его определения.

– Разработка экономических и экологических аспектов лесоустройства.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, списка литературы. Она изложена на 367 страницах машинописного текста, включает 26 таблиц и 46 рисунков. Список литературы содержит 647 источников, из них 435 отечественных и 212 зарубежных.

\*\*\*

Автор выражает глубокую благодарность и признательность научному консультанту, д.б.н., проф. Кулагину А.Ю. за постановку на научную стезю в далекие годы аспирантуры, координацию и содействие в работе и полезные советы при подготовке рукописи диссертации.

Настоящая работа была выполнена благодаря практической помощи коллег: д.б.н., проф. Зайцева Г.А., д.б.н., проф. Кулагина А.А., д.б.н., доц. Сулейманова Р.Р., к.б.н. Денисовой А.В., к.б.н. Аминовой К.З., к.б.н. Давыдычева А.Н., к.б.н. Сейдафарова Р.А., к.б.н. Бойко А.А., к.б.н. Скотникова Д.В., к.б.н. Шарифуллина Р.Н., к.б.н. Сметаниной Е.Э., к.б.н. Зайнутдиновой Э.М., к.б.н. Галимзянова А.В.,

Нигматуллиной Г.Р., которым автор выражает глубокую признательность за непосредственное участие в сборе экспериментального материала, совместное обсуждение ключевых моментов, критические замечания, помощь в отслеживании логики изложения материала.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 1.1. Древесные растения в условиях углеводородного загрязнения

В последние десятилетия наблюдается масштабное загрязнение окружающей среды, которое наряду с нарастанием стрессов, вызванных изменением климата, приводит к усилению интенсивности действия химических факторов. Как наземные, так и водные растения подвергаются воздействию многочисленных загрязняющих веществ, которые производятся в результате активной производственной деятельности человека. В частности, возрастает негативное действие на растения стресса, индуцируемого действием загрязнителей, таких, как углеводороды. Особенно негативно их действие может проявиться в комбинации с другими стрессорами: температура и влажность воздуха, свет высокой интенсивности, засуха, почвенное плодородие, влажность почвы, засоление, время дня и вегетационного периода и т.д. Важность выявления толерантности растений в условиях конкретного загрязнения обоснована противоречиями в сведениях по общей и специфической газоустойчивости видов, приводимых в научных публикациях. Исследования в различных географических и промышленных районах показали, что устойчивость растений к загрязнению атмосферы различными вредными веществами – сложное экологическое явление. Причины различной реакции таксонов даже на один и тот же вид загрязнения воздуха могут зависеть от многих факторов: расстояния от источника эмиссий вредных примесей и их интенсивности, времени суток, климатических условий, от физико-географических условий района, обеспеченности элементами питания (Илькун, 1971, 1978; Кулагин, 1974; Николаевский, 1983; Тарабрин, 1984, 1990; Гетко, 1989; Ланкин, 2016; Huang et al., 1993).

Полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) относятся к одним из самых распространенных в природе стойких органических поллютантов, которые присутствуют как в атмосфере в газообразной и твердой фазах, так и в почве и в водной среде, многие из них являются токсичными, канцерогенными и/или мутагенными, тератогенными и иммуносупрессивными (Huang et al., 1993; De Kok et al., 2005; Desalme et al., 2013). Легко испаряющиеся в атмосфере

комплексы с 2- и 3 кольцами присутствуют в фазе пара, менее испаряющиеся с 5- и 6 кольцами – в виде взвешенных частиц, а промежуточные комплексы с 4 кольцами – в обеих формах. Присутствие в виде пара или фазе частицы зависит от температуры воздуха и химико-физических свойств ПАУ (Bidleman, 1988; McLachlan, 1996; Sheu, et al., 1997). Углеводороды C1–C4 предельного и непредельного ряда, имеющие наибольший удельный вес в общем выбросе нефтехимических предприятий, не обладают высокой токсичностью, однако принимают активное участие в образовании биологически активных веществ, наносящих вред биоте. Следует учитывать, что растительность обладает избирательной способностью по отношению к вредным примесям и, в связи с этим, обладает различной устойчивостью к ним (Никитин, Любарский, 1980; Серебрякова и др., 2017).

Углеводороды достаточно широко распространены в природе, в основном как результат промышленной деятельности человека. Основной антропогенный источник ПАУ в окружающей среде – это пиролиз органических веществ в результате неполного сжигания различных материалов. Источниками поступления ПАУ в окружающую среду являются промышленные выбросы, которые образуются при работе коксохимических и нефтеперерабатывающих заводов, выбросы транспорта и сжигание отходов. Также источниками могут быть продукты неполного сгорания или пиролиза топлив, таких как бензин, уголь, дерево, газ и т. д. (Геннадиев и др., 2015; Huang et al., 1993; Wilcke, 2000; Nadal et al., 2004; Johnsen, Karlson, 2007; Belis et al., 2011).

#### ***Поступление ПАУ в лесные экосистемы и в почву.***

Значительная часть ПАУ может осаждаться и удерживаться в лесных районах вследствие большой площади поверхности крон деревьев и изобилия органических веществ – следовательно, леса являются важным фитофильтром для ПАУ (Илькун, 1971, 1978; Кулагин, 1974; Николаевский, 1983; Тарабрин, 1984, 1990; Гетко, 1989; Tian et al., 2008; Belis et al., 2011; Peng et al., 2012). Из воздуха ПАУ накапливаются в почвах и кронах деревьев как путем сухого осаждения, так и с осадками. Накопление ПАУ в кронах зависит от морфологии листа: волоски

листьев и толстый восковой слой способствуют большему осаждению ПАУ на поверхности листьев (Zakrzewski, 1991; Barthlott, Neinhuis, 1997; Neinhuis, Barthlott, 1997; Howsam, et al., 2000). Почвы без древесного полога накапливают ПАУ из воздуха гораздо меньше, чем почвы под пологом, где основное привнесение ПАУ происходит со стоком от омытых дождем листьев (Matzer, 1984). В почве ПАУ, как правило, сорбируются твердой фазой, связывающей в первую очередь почвенные органические вещества (ПОВ), в то время как концентрации водных растворов ПАУ очень низкие. Таким образом, ПАУ в лесных почвах в значительной степени контролируются сорбционно-десорбционными процессами, в которых ключевую роль играют количество и качество ПОВ. Сильная ассоциация ПОВ с ПАУ может значительно снизить биодоступность и подвижность ПАУ (Wilcke, 2000; Gunasekara, Xing, 2003; Ni et al., 2008; Yu et al., 2011). Например обнаружено, что ПАУ в основном накапливаются в богатых органическим углеродом верхних горизонтах почвы, но в более глубоких слоях почв их концентрации низкие (He et al., 2009).

Почвенная система является основным долгосрочным хранилищем ПАУ, что ведет к дальнейшему загрязнению грунтовых вод, растений и пищевых цепей вплоть до человека (Kiproulou et al., 1999; Mueller, Shann, 2006). ПАУ с тремя и более кольцами имеют тенденцию очень сильно адсорбироваться в почвах, предпочтительно к малым хорошо увлажненным агрегатам (<50 мкм). Значительная адсорбция в сочетании с очень низкой растворимостью в воде сводят дальнейшее выщелачивание ПАУ к незначительным размерам, поэтому концентрации ПАУ уменьшаются с глубиной почвы (Knox et al., 1993; Caruano et al., 2005; Quantin et al., 2005). Выявлению содержания ПАУ в почвах посвящено множество исследований во всех странах мира, причем везде прослеживается общая четкая тенденция снижения их содержания в различных экосистемах в следующем ряду: промышленные зоны > городская среда > автомагистрали > лесные земли > пастбищные луга > сельскохозяйственные пахотные земли (Allen et al., 1996; Maliszewska-Kordybach, 1996; Smith, Harrison, 1996; Trapido 1999; Venkataraman et al., 1999; Mielke et al., 2001; Bae et al., 2002; Omar et al., 2002;

Crépineau et al., 2003; Bucheli et al., 2004; Motelay-Massei et al., 2004; Chen et al., 2005; Ma et al., 2005; Masih, Taneja, 2006; Wu et al., 2006; Nadal et al., 2007; Khan, Kathi, 2014).

Лесная подстилка играет существенную роль во взаимосвязях между разложившимся органическим веществом из растительного опада и переносом органических загрязнителей в почву. Например показано, что разложившееся органическое вещество лесной подстилки, полученное из опада сосновой хвои *Pinus elliotii*, может оказывать существенное влияние на ингибирование сорбции ПАУ и способствовать десорбции ПАУ, что приводит к их усиленному выщелачиванию в почве (Yang et al., 2014). Разложившееся органическое вещество (РОВ) лесной подстилки может выступать в качестве эффективного выщелачивателя ПАУ путем ингибирования их сорбции или содействия десорбции в почве (Wilcke, 2000; Sabbah et al., 2004; Cheng, Wong, 2006; Zand et al., 2010; Yu et al., 2011, 2014; Shang et al., 2013). Установлено, что степень снижения сорбции или увеличения десорбции положительно связана с увеличением концентрации РОВ лесной подстилки (Cheng, Wong, 2006; Gao et al., 2007). Гидрофобная фракция РОВ имеет сильное сродство к гидрофобным ПАУ, образуя комплексы ПАУ-РОВ в водной фазе посредством гидрофобного разделения и, таким образом, увеличивая растворимость ПАУ в воде и повышая их мобильность (Raber et al., 1998; Sabbah et al., 2004; Yu et al., 2011; Wu et al., 2012).

### ***Поступление ПАУ в растения.***

Хотя скорость накопления ПАУ растениями довольно мала, многие растения, особенно водные, могут их поглощать в довольно больших количествах. Поскольку эти токсические соединения устойчивы к разложению, они могут постепенно накапливаться в растениях, и в местах накоплений органических растительных остатков возникает проблема, связанная с их токсичностью для людей и животных. За счет накопления ПАУ растения способны принимать участие в их удалении из почвы и из атмосферы, однако это делает растений восприимчивыми к токсическому действию данных соединений (Simonich, Hites, 1994).

Содержащиеся в атмосфере углеводороды проникают в растения в основном

через листовую поверхность, преимущественно путем поглощения в газовой фазе через устьица, а также путем осаждения частиц на восковой листовой кутикуле. Площадь листьев, кутикулярный воск, эпителиальные волоски, количество устьиц играют важную роль в поглощении и накоплении ПАУ. Волоски увеличивают поверхность листа, которая способна улавливать частицы из воздуха, и усиливают застой пограничного слоя воздуха на поверхности листа, улучшая удерживание частиц. Кроме того, липиды увеличивают накопление листьями ПАУ, которые являются липофильными соединениями (Rauret et al., 1994; Kiporoulou et al., 1999; Howsam et al., 2000; Jouraeva et al., 2002; Lehndorff, Schwark, 2004; Piccardo et al., 2005). Древесные растения гораздо эффективнее поглощают ПАУ, чем травянистые и кустарники. Так, общие концентрации ПАУ в листьях *Melaleuca spp.* и в других травах, собранных в городских условиях, были ниже, чем в листьях клена сахарного и хвое сосны белой, собранных как в городских, так и пригородных районах (Simonich, Hites, 1995). Также отмечено высокое содержание ПАУ в хвое сосны, растущей вблизи сильно перегруженной дороги, особенно во время сильного смога, причем в хвое была обнаружена большая доля нелетучих ПАУ, которые в атмосфере в основном представлены частицами (Caruano et al., 2005). Показано, что на адсорбционную способность значительное влияние оказывают параметры хвои: содержание воды, содержание липидов, смачиваемость поверхности, общая площадь поверхности хвои, структура поверхности, диаметр устьичной щели. Образцы хвои двух видов сосен были отобраны на 29 участках, охватывающих обширную территорию Португалии, включая крупные города и отдаленные горные районы. Благодаря значительной разнице по указанным параметрам хвои средняя общая концентрация ПАУ в хвое *Pinus pinaster* Ait. в два раза выше, чем в хвое *Pinus pinea* L., причем хвоя *P. pinaster* в основном адсорбирует более легкие ПАУ (2-4 ароматических кольца), в то время как хвоя *P. pinea* адсорбирует более тяжелые ПАУ (5 и 6 ароматических колец) (Ratola et al., 2011). Исследования на трех лесных торфяных болотах Польши, подвергшихся различной степени антропогенного воздействия, показали, что хвоя сосны (*Pinus sylvestris* L.) характеризуется наименьшим потенциалом накопления ПАУ, наивысшим потенциалом

характеризуются листья багульника болотного (*Rhododendron tomentosum* Harmaja), которые накапливают как легкие, так и тяжелые ПАУ (самый высокий канцерогенный потенциал), а виды березы (*Betula* spp.) занимают промежуточное положение. Все изученные виды имеют одинаковые качественные характеристики накопленных ПАУ и отличаются только их концентрациями (Meřtrak et al., 2016). Концентрации 27 ПАУ, включая шесть канцерогенных, измеряли в здоровых и зрелых листьях *Quercus ilex* L. и окружающих почвах (поверхностные слои 0-5 см) на пяти городских участках Неаполя (Южная Италия) и контрольном участке. Как листья, так и почвы показали значительное накопление ПАУ на городских участках по сравнению с контролем, однако как в городских условиях, так и в контроле, листья всегда накапливают ПАУ больше, чем почвы. Концентрации 3-кольцевых ПАУ были самыми большими в листьях, в то время как концентрации 6- и 7-кольцевых ПАУ были самыми большими в почвах. Доля канцерогенных ПАУ в общем количестве составляла в среднем около 15% и 25% в листьях и почвах соответственно (Maisto et al., 2004).

ПАУ могут также проникать в ткани растений путем поглощения корнями из загрязненной почвы и транслокации в стебель. К сожалению, деревьям уделяется меньше внимания в отношении ПАУ, чем травам, хотя их большая длительность жизни и обширные корневые системы говорят о том, что они могут быть полезны для фиторемедиации. Высказывается предположение, что деревья могут иметь больше скорость осаждения ПАУ корнями вследствие ростовой активности тонких корней и экссудации (Grayston et al., 1996; Gill, Jackson, 2000). Однако степень поглощения ПАУ корнями все еще обсуждается в литературе: из-за высокой липофильности и низкой растворимости ПАУ адсорбируются на эпидермисе корней, но не проходят внутрь центрального цилиндра корня (Kiporoulou et al., 1999). Например, концентрации ПАУ в корнях *Spartina alterniflora* на один-два порядка ниже концентраций в почве и линейно связаны с концентрациями в почве. Концентрации в листьях на 3-4 порядка ниже, чем в почве, и не имеют прямой линейной зависимости от концентраций в почве. При этом различий между концентрациями ПАУ в листьях растений из загрязненных



условий и контрольными растениями не обнаружено (Watts et al., 2006). Другие авторы, напротив, указывают на прямую зависимость между концентрациями ПАУ в почве и в растениях и деревьях, и считают перенос почва-корень преобладающим путем из атмосферы в растение (Lodovici et al., 1998; Fismes et al., 2002). Так обнаружено, что при 0,2% загрязнении почвы нефтью, общее содержание ПАУ в корнях растений *Salicornia fragilis* примерно в десять раз превышает содержание в побегах (Meudec et al., 2006).

### ***Воздействие ПАУ на растения.***

Нефть и продукты ее распада являются сильным стрессовым фактором для растений. В природе, как правило, на растение одновременно действует несколько стрессовых факторов, в частности, действие ПАУ может сочетаться с действием света высокой интенсивности и ультрафиолетовой радиацией. Хотя ПАУ достаточно гидрофобные соединения, они проникают как в одноклеточные растения, так и в различные органы высших растений, при этом солнечный свет может значительно усилить токсический эффект ПАУ. В процессе адаптации к техногенному воздействию у растений происходят различные структурно-функциональные перестройки на уровне целого организма (торможение роста, опадение листьев), изменение тканей и клеток (образование «раневой паренхимы», стабилизация мембран, переход митохондрий в «напряженное» состояние), а также накопление различных защитных и адаптогенных соединений (Пахомова, 1995; Huang et al., 1993; Marwood et al., 1999). В ряде работ было показано, что благодаря своей токсичности ПАУ могут ингибировать рост и развитие растений, влияя на различные биохимические и физиологические процессы. ПАУ ингибирует не только прорастание семян, но и рост стебля и корней в длину, что может быть использовано как фитоиндикатор на действие ПАУ (Li et al., 2008; Jajoo et al., 2014; Tomar et al., 2015).

Благодаря своей липофильности ПАУ легко накапливаются в липидных мембранах клеток растений. С другой стороны, некоторые из этих веществ имеют относительно высокую водную растворимость и в виде водных растворов постепенно достигают биомембран, нарушая их интактность и увеличивая

проницаемость. У древесных растений, испытывающих влияние нефтеперерабатывающих предприятий, могут изменяться физиологические реакции, анатомия и морфология тканей и органов, их биохимия, цитогенетическая характеристика. Под влиянием токсичных веществ ослабляется способность выделять фитонциды, снижается ассимиляционная активность, уменьшается содержание хлорофилла, изменяется строение хлоропластов, нарушается водный режим растений, фертильность пыльцы (Михайлова, 1998; Неверова, 2001; Васфилов, 2003; Третьякова, Носкова, 2004; Бухарина и др., 2007; Григорьев, 2008; Курило, Григорьев, 2010; Darral, 1989; Lidon, Henrigues, 1993; Angoid, 1997). При этом также наблюдается заметное снижение устьичной проводимости (на 45%) и скорости транспирации (на 8%) (Tomar, Jajoo, 2014).

Особенно чувствительными к ПАУ могут быть фотосинтетические процессы и некоторые из них могут служить фитотестом для оценки накопления различных ПАУ. Обнаружено, что ПАУ в достаточно высоких концентрациях приводит к снижению скорости роста растений и фотосинтеза, деградации фотосинтетических пигментов, нарушению структуры тилакоидных мембран, что в результате приводит к снижению активности фотосинтетического аппарата. При достаточно длительном действии ПАУ содержание Хл *a* и *b* снижается, а отношение «Хл *a* / Хл *b*» возрастает на 8%. Однако неясно, действуют ПАУ на биосинтез пигментов или вызывают деградацию уже образованных пигментов. Возрастание отношения «Хл *a* / Хл *b*», по-видимому, связано со снижением размера светособирающей антенны ФС2, который коррелирует с содержанием Хл *b*, присущего только антенне ФС2. Вероятно, в условиях стресса важно снизить количество поглощенной энергии в условиях снижения фотосинтеза при действии ПАУ (Huang et al., 1997; Tomar, Jajoo, 2013, 2014; Jajoo et al., 2014, Tomar et al., 2015).

В результате ухудшается санитарное состояние деревьев и страдает важнейшее качество – способность выполнять средозащитные функции (Илькун, 1971, 1978; Николаевский, 1983; Кулагин, 1974). При снижении жизненности, ослаблении, возникновении заболеваний и других повреждениях электрическое сопротивление прикамбиального комплекса тканей ствола существенно

повышается в сравнении со здоровыми растениями, отличия могут составлять 30% и более. На основании показателей импеданса прикамбиального комплекса тканей ствола и активность каталазы в листьях в условиях нефтегазового техногенного загрязнения от Нижнекамского нефтеперерабатывающего узла определены виды древесных растений с пониженной устойчивостью в зонах наибольшей техногенной трансформации (сосна обыкновенная, ива козья, рябина обыкновенная, черемуха обыкновенная, клен ясенелистный; тенденцию к снижению жизнеспособности имеет липа мелколистная) и устойчивые виды (тополь бальзамический, клен остролистный, дуб черешчатый, лещина обыкновенная, вяз гладкий, виды яблонь, вяз голый, тополь черный, ива белая, осина) (Карасев, Карасева, 2013, 2016; Серебрякова и др., 2017).

## **1.2. Влияние техногенеза на морфологию ассимиляционного аппарата**

Стабильность развития всего организма либо отдельных его морфофункциональных структур является одним из важнейших условий нормального функционирования организма как биологической системы (Кулагин, 1974; 1985; Гетко, 1989; Николаевский, 1998; Усманов и др., 2001). В то же время данный показатель может служить индикатором влияния внешних факторов на популяционный уровень организации жизни (Шмальгаузен, 1982). Как известно, высокие концентрации загрязнителей в окружающей среде приводят к негативным последствиям и, в целом, загрязнение биологических объектов носит комплексный характер (Гудериан, 1979; Данилов-Данильян, 1994; Довгушина, 1994). У растений в условиях антропогенного загрязнения среды могут изменяться внешний облик, морфометрические параметры. Длительное постоянное воздействие техногенных загрязнителей на растительность приводит к изменению анатомического строения листьев растений и их выраженной ксероморфизации, что проявляется в изменении размеров листьев, клеток, толщины эпидермиса, мезофилла, в более мощном развитии механической ткани, увеличении числа устьиц на 1 мм<sup>2</sup> поверхности листа, уменьшении ширины устьичных щелей в течение дня и т.д. (Николаевский и др., 1971; Тутаюк, 1972; Марценюк, 1980; Васильев, 1988; Бурда, 1996; Верхунов, 1996; Автухович, Ягодин, 2000).

Лист является наиболее чувствительным и в то же время информативным органом растительного организма, отражающий влияние изменчивых условий окружающей среды (Оскворидзе, 1975; Гетко, 1989; Горышина, 1991; Неверова и др., 2002; Косоп, 1990). Указывается, что благодаря своему анатомо-морфологическому строению листья нижних ярусов древесных растений в большей степени подвержены воздействию токсических компонентов промышленных выбросов, чем листья верхних ярусов (Васильев, 1988; Васфилов, 2003).

Степень изменений в анатомическом и морфологическом строении ассимиляционных органов зависит от концентрации и токсичности загрязняющих веществ, а также от длительности их действия и чувствительности видов. Высокие концентрации металлов вызывают ксерофитизацию и задержку роста листьев, в то время как низкие приводят к увеличению их размеров, что связано с растяжением клеток и увеличением межклеточных пространств (Башкот, Дорогобидова, 2005). Так, в экотопах со средним уровнем загрязнения в окрестностях медно-никелевого комбината «Североникель» (г. Мончегорск) наблюдается увеличение листьев берез, а при возрастании степени загрязнения тяжелыми металлами размеры листьев значительно уменьшаются и начинают преобладать процессы ксерофитизации (Жиров и др., 2007). Существенным и наиболее общим признаком, возникающим в процессе приспособления к условиям загрязнения, является редукция площади листа. Уменьшение размеров листовой пластинки в неблагоприятных условиях среды обусловлено короткой стадией деления клеток, быстрой дифференциацией тканей, снижением скорости роста листьев и ранним их старением. Сокращение листовой поверхности ведет в свою очередь к снижению транспирации, уменьшению поглощенного излучения и, следовательно, к снижению фотосинтетической активности. Слоистость мезофилла при этом у растений, не имеющих специализированной хлорофиллоносной обкладки проводящих пучков, увеличивается, особенно сильно развивается палисадная ткань (Эсау, 1969; Гутаюк, 1972; Марценюк, 1980; Васильев, 1988; Tiwari et al., 2006). Увеличение числа слоев и плотности столбчатых клеток до некоторой степени компенсирует малую площадь листа.

Вместе с тем, основные направления структурных адаптаций листьев в условиях стресса связывают с развитием плотной упаковки клеток мезофилла (пикноморфное), склеренхимной обкладки пучков прокамбиального происхождения (склероморфное) и большого объема водоносной паренхимы (суккулентное) (Василевская, 1965; Бутник, 1984).

В целом, растения, произрастающие в неблагоприятных условиях среды (засушливые, загрязненные местообитания), очень разнообразны по строению и адаптационные процессы у них осуществляются разными путями. Анализ основных параметров листовой пластинки у большого числа видов растений из различных местообитаний позволил выявить их большую экологическую пластичность на разных уровнях организации. При этом у растений, обитающих в близких условиях, наблюдались общие черты структурных адаптаций листа. Поэтому для диагностики состояния растительного организма из разных сред обитания весьма актуальным является применение анатомо-морфологических методов фитоиндикации (Илькун, 1971; Масауки, 1971; Николаевский и др., 1971, 1998; Мацков, 1976; Новицкая, 1984; Гетко, 1989; Горышина, 1991; Спесивцева, 1998; Гришко и др., 2002; Неверова, 2002).

Из всего комплекса морфологических параметров ассимиляционного аппарата древесных растений наиболее важными в плане оценки устойчивости растения к техногенезу и его адаптивного потенциала являются: линейные размеры и площадь листовой пластинки, суммарная длина жилок на единицу площади поверхности (Николаевский, 1971; Оскворидце, 1975; Тарабрин, 1990; Неверова, 1999). Сделан вывод, что увеличение плотности жилкования является показателем процесса адаптации к антропогенным нагрузкам, а его ослабление – признак постепенного умирания растения (Вишневская, 1990).

Частой реакцией растений на стрессовые условия существования, в том числе и на загрязнение, является появление уродливых форм – терат. Наиболее часто встречающимся видом тератогенеза является фасциация: перетяжка листовых пластинок, расщепление средней жилки, анастомозы, расщепление и неправильное чередование жилок (Тарабрин и др., 1970; Гетко, 1989; Полевой,

1991). Вблизи источников промышленных выбросов также наблюдается значительное уменьшение размеров листьев (Тарабрин и др., 1970). Известно, что наибольшие морфологические изменения претерпевают листья, подвергающиеся действию химических веществ в зачаточном состоянии. Поражение распускающихся почек и молодых листьев визуально не обнаруживается, за исключением признаков ксерофитизации (уменьшение линейных размеров, увеличение густоты жилкования и опушения и др.) (Николаевский, 1971; Калиниченко, 1973).

Существуют данные, что ксерофитизация ассимиляционных органов растений в условиях загрязнения возникает в результате подавления фазы растяжения клеток из-за недостатка ассимилянтов (ингибирование фотосинтеза) и возможного нарушения гормональной регуляции роста. Поэтому листья на загрязненных территориях мелкие, у них мельче клетки тканей и больше устьиц на 1 мм<sup>2</sup> (Николаевский, 1971). Высказывается мнение, что удельная площадь листа однодольных растений увеличивается при более высоких уровнях О<sub>3</sub>, но уменьшается у двудольных (Poorter et al., 2009).

Основная масса отечественных и зарубежных исследователей указывают на значительное уменьшение морфологических параметров ассимиляционного аппарата древесных растений в условиях промышленного, автотранспортного загрязнения, в городских условиях, а также в условиях экспериментов с искусственной фумигацией. Так, исследовались изменения в морфологии хвои *Pinus sylvestris* L. при нарушении их питания в условиях атмосферного загрязнения Иркутско-Черемховского промышленного центра, выбросы которого обусловлены предприятиями теплоэнергетики, металлургии, химической и нефтехимической промышленности и содержат соединения серы и азота, оксиды углерода, пыль, стойкие органические загрязнители и др. Показано, что в условиях загрязнения уровень S, F, Fe, Al, Pb, Cd, Hg, N, Ca, Mg в сосновой хвое увеличивается, а содержание P, K, Mn, наоборот, уменьшается. Это приводит к снижению параметров роста – длины и массы хвои, длины побегов, количества хвоинок на побегах. Сделан вывод, что воздействие атмосферных техногенных

загрязнителей приводит к системному нарушению функционирования организма растений (Mikhailova et al., 2017).

Изучены морфологические показатели листьев *Tilia cordata* Mill., *Populus tremula* L., *Salix fragilis* L., *Salix alba* L. из разных городских районов Арзамаса, характеризующихся разным уровнем техногенного загрязнения и развитыми отраслями машиностроения, приборостроения, производства строительных материалов и др. Увеличение техногенной нагрузки приводит к уменьшению размеров листьев и повышению общего содержания золы (т.е. увеличению массы листьев). Изученные виды деревьев обладают большой способностью к осаждению вредных техногенных веществ с дальнейшей эффективной способностью накапливать их в тканях листьев, а все изученные морфофизиологические показатели характеризуют усиление ксероморфности и большую устойчивость *T. cordata*, *S. fragilis*, и *S. alba* к загрязнителям (Rostunov et al., 2017).

Основным источником техногенного загрязнения окружающей среды г. Мончегорск является крупнейший в Европе комбинат цветной металлургии «Североникель», от которого в атмосферу поступают металлы в виде сульфидов, не полностью окисленных сульфидов, окисей и закисей, а также пыль, содержащая тяжелые металлы: никель, медь, кобальт. Техногенное загрязнение значительно ингибирует рост побегов и размеры листьев (длина и ширина) березы Черепанова на протяжении всего вегетационного периода, причем этот эффект наиболее выражен в первые дни вегетации в зонах техногенной пустоши и редколесья (Лукина, 2011). При этом уточняется, что в экотопах со средним уровнем загрязнения наблюдается увеличение размеров листьев берез, а при возрастании степени загрязнения тяжелыми металлами размеры листьев значительно уменьшаются и начинают преобладать процессы ксерофитизации (Жиров и др., 2007). Однако, у ели сибирской в процессе деградиционной сукцессии наблюдается нелинейная изменчивость морфометрических характеристик хвои: на стадии интенсивной дефолиации длина и масса хвои достоверно больше, чем в фоновых условиях, что обусловлено возрастанием подвижности элементов питания в почве, а на последующих стадиях происходит

снижение этих характеристик. Наименьшую относительную массу имеют хвоя текущего года и однолетняя хвоя на последних стадиях разрушения (стадия редколесья) (Сухарева, Лукина, 2004).

Исследования динамики роста листьев и годичных побегов эндемичного вида Фенноскандии рябины Городкова (*Sorbus gorodkovii* Pojark) в условиях полиметаллического загрязнения медно-никелевого комбината «Печенганикель», расположенного в арктической зоне РФ, выявили, что промышленное загрязнение оказывает значительное ингибирующее воздействие на апикальный рост листьев. Особенно этот эффект выражен на ранних этапах вегетационного периода: в начале вегетации длина листьев в условиях загрязнения на 60-77 % меньше контрольных значений, к середине вегетации ингибирование роста достигает до 50%, во второй половине вегетации до 30-40%, к концу вегетации до 16-26%. Длина побегов на экспериментальных площадках меньше контрольных значений на 50-60%, причем рост побегов ингибируется более значительно, чем рост листьев. Аналогичные данные получены в условиях урбанизированной территории при исследовании ценопопуляций *S. gorodkovii* в г. Мурманске (Василевская, Лебедевич, 2016; Василевская, Сидорчук, 2018).

Продолжительность жизни хвои сосны обыкновенной при промышленном загрязнении воздуха ( $SO_2$  и тяжелые металлы) сокращается до 1-2-х лет, в 2-5 и более раз снижается линейный прирост побегов (Ярмишко, 1997). А.В. Бакановым (1997) в лесных насаждениях ели европейской в зонах действия промышленных выбросов предприятий Московской области не установлено достоверных различий с контролем по длине, толщине хвои и ее массе в абсолютно сухом состоянии, но выявлено устойчивое снижение количества хвои на годичных побегах (до 47%), плотности охвоения побегов, возраста хвои (на 2-3 года), линейного прироста боковых побегов (длина до 39%, диаметр до 25-31%) и их сухой массы (до 50%).

Оценены листья дерева *Brachylaena discolor* DC. в качестве биоиндикатора загрязнения диоксидом серы в промышленном районе Южный Дурбанский бассейн в Южной Африке. Показано значительное уменьшение площади листьев



при увеличении уровня загрязнения на участках по сравнению с контролем, причем этот показатель значительно коррелирует с сезонным изменением концентраций SO<sub>2</sub> в приземном слое и в листьях. На всех исследованных участках максимальные размеры листьев всегда наблюдались весной, а минимальные зимой, однако, не удалось установить четкой тенденции между усилением степени загрязнения и изменением площади листьев по сезонам (весна-лето-осень-зима) (Areington et al., 2017).

Сравнение листовых пластинок *Fraxinus americana* L. и *Platanus acerifolia* Willd. проводили в Софийской долине (Болгария) в сильно загрязненном промышленном районе металлургического завода «Кремиковци» (загрязнение SO<sub>2</sub>, N<sub>x</sub>O<sub>x</sub>, Pb, As, Zn, Cu, промышленная пыль и др.) и в национальном парке Витоша (контроль) для выявления морфологических и анатомических изменений под воздействием промышленного загрязнения. Оба вида толерантны к изменениям окружающей среды, но имеют различные экологические характеристики и широко используются для посадки. Исследование показало, что листовые пластинки обоих видов показали снижение их площади приблизительно в два раза и значительное утолщение листа и ширины мезофильного слоя – т.е. в загрязненных условиях усиливаются ксероморфные характеристики листовых структур, что дает возможность смягчить стрессовые условия окружающей среды. Наблюдаемые реакции коррелируют с показателями качества воздуха и считаются адаптивными и компенсирующими неблагоприятное воздействие загрязнения воздуха (Dineva, 2004).

В пределах 2-х километровой зоны в районе металлургических и химических заводов промышленного центра Калунга (района Сундаргарх, Одиша, Индия) с преимущественным загрязнением SO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub> и промышленной пылью показано снижение длины, ширины и площади листьев растений по мере приближения к источникам эмиссий, причем у одних видов значительное (*Cassia siamea* Lam., *Mangifera indica* L., *Calotropis procera* (Aiton) Dryand., *Tamarindus indica* L.), а у других не столь значимое (*Lantana camara* L., *Dalbergia sissoo* Roxb., *Azadirachta indica* A. Juss, *Vitex negundo* L.). На значительное изменение формы

листа указывает отсутствие у видов прямой связи между степенью уменьшения морфологических параметров, то есть значительному уменьшению площади листовой пластинки могут соответствовать незначительные уменьшения длины и ширины (Swain et al., 2016).

Для оценки влияния плотности движения транспортных средств на морфологию были собраны листья *Ficus bengalensis* L., *Guaiacum officinale* L. и *Eucalyptus* sp. возле дороги Гуру Миндир (самый высокий трафик) в черте города Карачи (Пакистан) и в контрольных условиях. Видимых морфологических и анатомических изменений не обнаружено у всех растений, однако в загрязненных условиях выявлено значительное сокращение длины, ширины и площади листьев (Jahan, Iqbal, 1992).

Экспериментальное исследование эффективности удаления пыли городскими придорожными деревьями и влияние пылевой нагрузки на физиологию и морфологию листьев проведено на 12 пробных площадях в городе Ахмадабад (7-й по величине город Индии), имеющем источники загрязнения – теплоэлектростанция, железнодорожная станция и дороги. Результаты показали, что площадь листьев всех деревьев уменьшается прямо пропорционально увеличению уровня загрязнения на протяжении всего года. Корреляция между пылевой нагрузкой и площадью листьев показала статистически высокую значимость у всех видов деревьев также на протяжении всего года. Самая высокая чувствительность площади листьев к пыли обнаружена у *Ficus virens* Aiton, за которым следует *Ficus religiosa* L. > *Cassia fistula* L. > *Azadirachta indica* A. Juss. Сухой вес листа значительно уменьшился в местах с более высокой пылевой нагрузкой по сравнению с местами с более низкой пылевой нагрузкой. Максимальное сокращение биомассы листьев наблюдалось у *C. fistula* (42%), а *A. indica* показал наименьшую чувствительность в отношении сухой биомассы по сравнению с другими видами растений (Chaudhary, Rathore, 2019).

Показано, что средние размеры листьев, количество и площадь листьев березы уменьшаются при более высоких уровнях O<sub>3</sub> (Paakkonen et al., 1997). С использованием камер для фумигации выявлено, что с увеличением концентрации

O<sub>3</sub> (1<13-41<30-45 частей на миллиард по объему) у *Populus nigra* L. и *P. euramericana* L. значительно снижается фотосинтетическая биомасса из-за образования меньшего количества новых листьев, преждевременной абстиненции листьев и уменьшения размера листьев, причем ответные реакции были высоко видоспецифичными (Schreuder et al., 2001).

Исследования, проведенные *in situ* и при фумигации березы в камерах различными токсикантами (O<sub>3</sub>, NO<sub>x</sub>, PM<sub>2.5</sub>, PM<sub>10</sub>) показали, что значительная взаимосвязь обнаружена лишь между NO<sub>x</sub> и удельной площадью листа, то есть более высокие уровни этого загрязнителя увеличивают отношение площади листа к массе (большая площадь листьев при меньшей их плотности и/или толщине), однако коэффициент корреляции при этом низкий ( $r = 0,398$ ) чтобы адекватно оценить воздействие NO<sub>x</sub>. Сделан вывод, что измерения характеристик листьев березы в полевых условиях не подходят для биомониторинга загрязнения воздуха, но допускается, что загрязнение в пределах района исследования было слишком мало, чтобы привести к существенным изменениям в морфологии листьев березы (Jochner et al., 2015).

Другие исследователи указывают на увеличение всех или только некоторых морфологических параметров ассимиляционного аппарата древесных видов, причем данный факт как правило зависит от типа промышленного загрязнения. В условиях г. Кемерово источниками загрязнения атмосферного воздуха являются Кемеровская ГРЭС, КОО «Химпром», ОАО «Кокс», а приоритетными выбросами являются оксиды азота, диоксид серы, оксид углерода, полиароматические углеводороды, в том числе бенз(а)пирен, и взвешенные вещества. Показано достоверное удлинение годичных побегов древесных видов в непосредственной близости от промзоны по сравнению с самой удаленной от промзоны точкой: у ели сибирской на 54-57%, у рябины сибирской на 14-25%, у березы повислой на 30-116%. У сосны обыкновенной, напротив, уменьшается прирост годичных побегов в длину, снижается сухой вес и продолжительность жизни хвои, но увеличивается ее длина. (Неверова, 2002; Легощина, 2016).

В условиях г. Ижевска (наибольший вклад в загрязнение атмосферы вносят

предприятия: черной металлургии – 35,8%, теплоэнергетики – 34%, машиностроения – 26,2%, прочие – 4,0%, а в составе выбросов присутствуют диоксид углерода, оксиды азота, диоксид серы, углеводороды, летучие органические соединения, пыль) установлено, что с увеличением техногенной нагрузки происходит удлинение годичного побега у ивы козьей, рябины обыкновенной, яблони ягодной, тополя бальзамического и березы повислой (Бухарина и др., 2007). В условиях г. Йошкар-Ола (доля выбросов автотранспорта составляет 70-85%, промышленных предприятий – 15-30%) определено, что в загрязненных условиях среды у старых генеративных деревьев *Betula pendula* Roth и *Tilia cordata* Mill. наблюдается увеличение прироста побегов и числа побегов следующего порядка без изменения числа метамеров у *B. pendula* и с изменением их числа у *T. cordata* (Турмухаметова, 2005).

Показано, что в условиях Казанского промышленного центра, представляющего собой концентрацию химических и нефтехимических производств с преобладающим углеводородным типом загрязнения, длина 1-летней хвои и побегов 1, 2 и 3 годов сосны обыкновенной значительно превосходит контрольные значения, а у березы бородавчатой, напротив, наблюдается значительное уменьшение размеров листьев и интенсивный преждевременный листопад, однако достоверных различий по длине одно- и двулетних побегов не обнаружено (Бикмуллин, 2012). В зоне загрязнения Сыктывкарского лесопромышленного комплекса отмечено увеличение длины хвои *Piceae obovata* Ledeb., но уменьшение площади поперечного сечения. Указывается, что после сокращения объемов выбросов загрязняющих веществ различия стали менее выраженными (Тужилкина, Плюснина, 2014).

Проведены исследования экологических реакций листьев *Tilia cordata* Mill. по отношению к промышленному загрязнению на юго-западе Польши на территории провинции Нижняя Силезия, которая подвергается выбросам от различных пылегазовых загрязнений от точечных источников (выбросы медной, угольной и энергетической промышленности), в основном расположенных в «Черном треугольнике» Богатыня – Чехия – Германия (Легница-Глоговский

медный район). Выявлено, что большая площадь и ширина листьев соответствуют участкам с более высокими концентрациями металлов в почвах и листьях, а более низкие значения этих параметров относятся к участкам, непосредственно не подвергающимся промышленным и городским выбросам. Аналогичным образом, на загрязненных участках была зафиксирована значительная асимметрия листьев, в то время как листья из незагрязненных участков менее асимметричны. Более высокие коэффициенты вариабельности проанализированных параметров листьев также имеют место в загрязненных участках. Высокая и значительная дифференциация листовых черт между участками является реакцией на загрязнение окружающей среды (Kosiba, 2008).

На разных расстояниях (0.5, 4 и 18 км) от места сброса летучей золы от Бадарпурской ТЭЦ в Нью-Дели (Индия) выбраны три экспериментальных площадки с древостоями *Azadirachta indica* A. Juss. Показано, что значительно всего уменьшается длина листа, меньше всего ширина листа, а площадь листа в целом показывает тенденцию к снижению от контроля к загрязненному участку, но при этом в условиях сильного загрязнения площадь листа значительно превосходит величину в загрязненных и контрольных условиях (Qadir et al., 2016).

Комплексный анализ хвои ели сибирской, произрастающей в магистральных посадках г. Красноярска показал, что общей тенденцией является снижение сырого (на 9-61%) и абсолютно-сухого веса хвои (на 9-55%), количества хвоинок на побеге второго и третьего годов жизни (на 15-34%) относительно контрольных значений. Однако, отличий по длине хвои не выявлено (Донцов и др., 2016).

Ряд исследований посвящен оценке морфологических параметров древесных видов в условиях высоких уровней промышленного загрязнения от нефтехимических компаний в высокотемпературных районах Ирана. Основными токсикантами в промышленных областях являются:  $\text{NO}_x$ ,  $\text{SO}_2$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{HF}$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{Cl}$ ,  $\text{HCl}$ ,  $\text{CaO}$ ,  $\text{CaCO}_3$ , твердые и жидкие аэрозоли и органические соединения, повышенные концентрации кремния, алюминия, натрия, железа, кадмия и более низкие концентрации магния, кальция, никеля, свинца, меди, цинка, марганца, а

также пыль. Были исследованы леса *Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels (10-15-летние деревья) в промышленном районе города Махшахр на юге Ирана, *Albizia lebbek* Benth. в районе Хузестан, и *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. вокруг одного из нефтяных месторождений на юго-западе Ирана. Все морфологические признаки *C. citrinus* и *P. juliflora* (длина, ширина и площадь листа, длина черешка) показали уменьшение в условиях загрязнения по сравнению с контролем, однако морфологические признаки *A. lebbek* показали увеличение длины и ширины листьев, но уменьшение площади листа, что говорит об изменении формы листа под влиянием нефтехимического загрязнения (Seyyednejad et al., 2009a, 2009b; Seyyednejad et al., 2011; Seyyednejad, Kooshak, 2013).

### **1.3. Влияние техногенеза на водный обмен ассимиляционного аппарата**

Водный обмен, поступление воды в растение и отдача ее растением – необходимый процесс для его жизнедеятельности (обмена веществ, роста, развития, размножения). Водный режим растений складывается из трех последовательно протекающих и тесно связанных между собой процессов: поступления воды в корни растений из почвы; поднятия воды по корням и стеблям в листья и почки; испарения избыточной воды из листьев в окружающую атмосферу. Различия показателей водного обмена у различных видов в одинаковых условиях, а также их сходство свидетельствует о видоспецифичности процесса водного обмена (Бриллиант, 1949; Максимов, 1952; Jahnell, 1954; Гусев, 1963, 1966; Слейчер, 1970; Воробьева, 1971; Кулагин, 1974; Якушев, 1974; Веретенников, 1980; Крамер, Козловский, 1983; Plant stems..., 1995; Meinzer, 2001).

Общее количество воды, проходящей через растение, чрезвычайно велико. Вода в клетке выступает не только как растворитель и среда для компонентов протоплазмы, но и как строительный материал, необходимый для построения органических соединений в процессе обмена веществ. Поэтому обмен водой между растениями и окружающей средой – одно из важнейших условий существования растительного организма. Данный процесс зависит от целого комплекса факторов: направленности обмена веществ, состояния и свойств цитоплазмы клеток, структурных особенностей клеток ассимиляционного

аппарата, запасов почвенной влаги. Активная жизнедеятельность растений возможна только при высокой оводненности их тканей, поэтому водный режим является одним из важнейших звеньев в цепи процессов, которые играют существенную роль в жизни растений. Отмечается значительная межвидовая и межструктурная вариабельность содержания воды в деревьях. Содержание воды в дереве может варьировать как сезонно, так и в течение дня. Характер изменения содержания воды зависит от климата, типа почвы, топографии и экспозиции (Алексеев, 1948; Максимов, 1952; Гусев, 1963; Орлов и др., 1970; Слейчер, 1970; Иванченко и др., 1978; Веретенников, 1980; Крамер, Козловский, 1983; Дашкевич, 1984; Новицкая, 1984; Гетко, 1989; Демаков, 2002; Сенькина, 2002; Gates, 1991).

Транспирация – наиболее важный фактор водного режима растений, так как испарение воды создает энергетический градиент, который является причиной передвижения воды по растению. В связи с этим она определяет скорость поглощения воды и подъема ксилемного сока и вызывает почти ежедневно водный дефицит у листьев (Крамер, Козловский, 1983). По мнению многих авторов, транспирация является основным процессом, характеризующим водный режим растения в условиях загрязнения (Гусев, 1963; Якушев, 1974; Илькун, 1978; Гетко, 1989; Кайбияйнен, 1989). Сопоставление интенсивности транспирации с действием внешних факторов показало зависимость ее от радиации, температуры, влажности воздуха и ветра, особенно у интенсивно транспирирующих пород (Добросердова, 1967; Ганн, Десятников, 1974; Молчанова, 1994; Donița, 1967; Kochenderfer, Lee, 1973). Большое значение имеют высота грунтовых вод и возраст дерева – продуктивность транспирации взрослого дерева ниже, чем у сеянцев (Šermák, Kušera, 1980). Часто интенсивность транспирации поверхностью листа находится в корреляции с устьичным индексом (Холоденко и др., 1965). Интенсивность транспирации каждого листа индивидуальна и зависит от количества поглощаемой им солнечной энергии, которая, в свою очередь, определяется углом наклона листовой пластинки к прямым лучам. Более засухоустойчивые виды сохраняют во всех случаях более высокий уровень транспирации. Расположение листьев в кроне определяет суммарный расход воды на транспирацию (Илькун, 1978; Гетко, 1989).

Показана связь транспирации с возрастом растения, побега, а также с видовой принадлежностью дерева (Паутова, 1970).

Дефицит водного насыщения – лабильный и чувствительный к различным внешним воздействиям показатель. Информативность его недостаточна, чтобы охарактеризовать обеспеченность листьев водой, особенно у растений в экстремальных условиях (Гетко, 1989). Возникновение дефицита водного насыщения приводит часто к специфической последовательности изменений метаболизма, в частности – к изменениям структуры гидратационной решетки, окружающей белок (Klotz, 1958). В то же время некоторые авторы рассматривают подобные изменения в качестве адаптационных реакций, обеспечивающих устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды (Иванченко и др., 1978). Устойчивые виды отличаются повышенным содержанием трудно извлекаемой воды, повышают водоудерживающую способность на 6-22% по сравнению с контролем и имеют низкую величину водного дефицита (Лихолат, Мыщик, 1996; Николаевский, 1998; Неверова, Колмогорова, 2002). Замечено снижение суммарного содержания и изменения структуры пигментного фонда при водном дефиците древесных растений (Хисамутдинова и др., 1985). Реакция на увеличивающийся водный дефицит у различных по экологическому типу растений отличается. Физиологические процессы без заметных нарушений могут протекать при небольшой величине водного дефицита от 3 до 14%. Без ущерба переносится потеря воды до половины массы насыщения, а показатель, вызывающий серьезные нарушения, находится приблизительно между 1/4 и 3/4 от общего содержания воды (Гетко, 1989).

Первые исследования действия токсичных газов на водный режим растений были проведены в середине прошлого века. Был установлен факт ослабленного поглощения воды корнями растений, подвергнутых действию поллютантов, а также то, что данная реакция является общей для растений независимо от видовой специфики и природы загрязнителя (Koritz, Went, 1953). В настоящее время в литературе имеются многочисленные исследования о связи водного режима с устойчивостью растений к ряду неблагоприятных факторов окружающей среды.



Жаростойкость растений определяется вязкостью протоплазмы, водоудерживающая способность – эластичностью, а оба показателя зависят от степени упорядоченности биокolloидов (Генкель, 1975). По мнению некоторых авторов, устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды в большей мере определяется состоянием внутриклеточной воды, в том числе – соотношением свободной и связанной воды (Гусев, 1963; Николаевский, 1965). Растения способны снижать потери воды за счет перевода ее в осмотически неактивную форму при помощи связывания различными веществами (Николаевский, 1965, 1979, 1998; Илькун, 1971; Неверова и др., 2002; Костюченко, 2005). Считается, что содержание свободной воды определяет интенсивность физиологических процессов, а связанной – стойкость к обезвоживанию клеток (Алексеев, 1948; Тарабрин, 1980). Показано, что некорневая подкормка макроэлементами положительно влияет на водоудерживающую способность древесных растений в условиях промышленного загрязнения (Веретенников, Горчакова, 1984). Некоторые авторы указывают на понижение водоудерживающей способности при некотором увеличении связанной воды в условиях загрязнения, что можно объяснить увеличением количества иммобилизованной воды, которая вследствие механической изоляции не влияет на структурированность протоплазменной воды (Смирнов, 1975). У более устойчивых видов при произрастании в условиях промышленного загрязнения происходит увеличение количества связанной воды (Ситникова, 1990). При нормальном водоснабжении для устойчивых видов характерно повышенное содержание общей и свободной воды и повышенная водоудерживающая способность (Николаевский, 1965).

В результате многих исследований выявлено, что техногенное загрязнение влияет на деревья не только путем ожогов листьев и их уничтожением, но и изменяя способность растений к засухоустойчивости. Транспирация листьев и хвои в условиях загрязнения атмосферы носит особый характер. Частичное разрушение кутикулярного слоя покровных тканей под влиянием неблагоприятных факторов окружающей среды повышает транспирацию листа в несколько раз (Якушев, 1974;

Илькун, 1978; Крамер, Козловский, 1983; Дашкевич, 1984; Гетко, 1989; Николаевский, 1990). Выявлено, что под влиянием задымления в листьях происходит снижение общего содержания воды, снижение содержания связанной воды, падение водоудерживающей способности. В результате оводненность листьев растений, произрастающих в условиях высокой загрязненности воздуха, обычно на 10-15 % ниже по сравнению с растениями, находящимися в чистой атмосфере. Вместе с тем, древесно-кустарниковые растения, в первую очередь подвергающиеся влиянию оседающих токсикантов, являются эффективным средством снижения загрязнения окружающей среды промышленными выбросами (Кулагин, 1974; Якушев, 1974; Илькун, 1978; Гетко, 1989; Meinzer, 2001).

Имеются сведения, что вместе с транспирационным током из листа идет значительная миграция солей. Следовательно, уменьшение интенсивности транспирации в условиях загрязнения приводит не только к нарушению температурного режима, но и способствует большей аккумуляции токсикантов в растениях. В свою очередь, их избыточное накопление в листьях увеличивает водоудерживающую способность тканей, что снижает количество свободной воды, приводя к перегреву листьев (Николаевский, 1965). Экспериментально доказана тесная взаимосвязь транспирации и газообмена листьев (Якушев, 1974).

В условиях загрязнения интенсивность транспирационных потерь обусловлена главным образом не работой устьичного аппарата, а состоянием кутикулярного слоя. Первостепенное значение в водном режиме имеет целостность покровного слоя листьев. Наблюдения за воздействием SO<sub>2</sub> на хвою ели показали, что газ первоначально разрушает структуру воскового слоя, тем самым способствуя расширению путей для потока водяного пара с лишенной устьиц поверхности хвои в атмосферу. Необходимо отметить, что в таких стрессовых ситуациях у некоторых видов наблюдается усиление интенсивности транспирации листьев (альча обыкновенная, сирень венгерская, береза тополелистная, некоторые виды боярышника), а у других, напротив, ослабление (калина буддлеелистная, сирень бархатная, жимолость Уэбба). При этом последствия стресса могут проявиться и при формировании листьев новой

генерации, не имеющих прямого контракта с газом (Илькун, 1978; Гетко, 1989; Koritz, Went, 1953; Navara, Kozinska, 1967).

Таким образом, многие исследователи, как отечественные, так и зарубежные, указывают на отрицательное действие промышленного загрязнения на водный обмен листьев и хвои. Этим вопросам посвящено большое количество публикаций.

Увеличение интенсивности атмосферного загрязнения (густонаселенные районы с большим транспортным потоком → район сосредоточения промышленных предприятий) в условиях г. Красноярска значительно снижает водоудерживающую способность листьев березы повислой (*Betula pendula* Roth.) относительно контроля. Для яблони сибирской (*Malus sylvestris* Mill.) промышленное загрязнение также является фактором значительного снижения водоудерживающей способности, однако выбросы автотранспорта стимулируют ее возрастание относительно контроля. Черемуха Мака (*Padus maackii* Kom.) очень слабо реагирует на оба вида загрязнения, однако характер реакций сходен с яблоней. В течение вегетации указанные тенденции усиливаются у всех исследованных видов, при этом черемуха выделена как более устойчивый вид по сравнению с яблоней и березой (Сунцова и др. 2011).

В условиях загрязнения городской среды Кракова (Польша) полициклическими ароматическими углеводородами от выбросов автотранспорта показано, что в динамике вегетационного периода наблюдается смена реакции на усиление загрязнения у липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill) и тополя канадского (*Populus × canadensis* Moench сорт Robusta) по содержанию воды в листьях. У обоих видов, несмотря на постоянный рост содержания воды от мая до ноября, этот показатель в период май-июль при усилении загрязнения значительно понижается по сравнению с контрольными условиями. Однако в период август-ноябрь реакция меняется на противоположную и с усилением загрязнения оводненность листьев возрастает у обоих видов, причем к ноябрю разница между загрязнением и контролем становится значительной и особенно ярко это проявляется у тополя (Klamerus-Iwan et al., 2018).

Фумигация листьев клена серебристого (*Acer saccharinum* L.) отдельно  $\text{Cd}^{2+}$  (в концентрациях 0, 5, 10 и 20 ppm в течение 45 ч) и  $\text{SO}_2$  (в концентрациях 0, 1 и 2 ppm в течение 30 минут) показала, что чистый фотосинтез и транспирация значительно снижаются в обоих случаях, а совместное воздействие токсикантов снижает их еще гораздо больше. Диффузионные сопротивления листьев к переносу диоксида углерода и водяного пара увеличиваются как с увеличением концентрации  $\text{Cd}^{2+}$ , так и  $\text{SO}_2$ . Листья, обработанные 5 ppm  $\text{Cd}^{2+}$ , показали повышенные чистый фотосинтез и транспирацию, и уменьшенную устойчивость к потоку диоксида углерода и водяного пара (Lamoreaux, Chaney 1978). С использованием камер для фумигации изучены смачиваемость листьев и потеря воды листьями двух видов тополя (*Populus nigra* L. и *P. euramericana* L. сорт Robusta) и псевдотсуги (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) при трех режимах  $\text{O}_3$  (1; 13-41; 30-45 млрд<sup>-1</sup>). Воздействие  $\text{O}_3$  уменьшает углы контакта капель с листьями и увеличивает потери воды листвой и проводимость водяного пара. Это привело к появлению внешних симптомов повреждения листьев, снижению фотосинтетической биомассы, образованию меньшего количества новых листьев, преждевременному опадению листьев и уменьшению их размера, причем данные ответные реакции в значительной степени видоспецифичны. Несмотря на то, что *P. euramericana* всегда считался толерантным видом по отношению к  $\text{O}_3$ , в данном эксперименте наиболее сильные и устойчивые негативные последствия воздействия проявились на нем. Однако реакции в камерах для фумигации и в полевых условиях, безусловно, будут различаться (Schreuder et al., 2001).

С другой стороны, высказывается мнение об отсутствии значимого воздействия промышленных загрязнителей на водный обмен древесных растений. Показано, что содержание воды в листьях в условиях загрязнения сернистым газом у ряда видов растений (вяз шершавый, акация белая) выше, чем в зоне контроля. Аналогично наблюдалось увеличение водоудерживающей способности листьев (Смирнов, 1980). Атмосферные загрязнители оказывают лишь незначительное воздействие на транспирацию шести видов городских деревьев (*Ginkgo biloba* L., *Aesculus chinensis* Bunge, *Magnolia liliiflora* Desr., *Robinia*

*pseudoacacia* L., *Pinus tabuliformis* Carr., *Cedrus deodara* (Roxb.) G.Don) в Пекине (Китай). Вариационный анализ показал, что атмосферные осадки и концентрация NO в воздухе не оказывают существенного влияния на скорость транспирации всех древесных пород, а температура (воздуха, почвы и общая радиация), влажность (дефицит давления пара, относительная влажность воздуха и влажность почвы) и загрязнители (NO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>, SO<sub>2</sub> и PM<sub>2,5</sub>) значительно влияют на транспирацию деревьев (как суточную, так и почасовую) в течение всего года. Атмосферное загрязнение, характеризуемое концентрациями отдельных загрязнителей, является лишь дополнительным незначительным фактором стресса в городской среде, а условия микроклимата, характеризующиеся параметрами влажности и температуры (как независимо, так и совместно), являются определяющими факторами, регулирующими характер транспирации деревьев. Температура воздуха, температура почвы, общее излучение, дефицит давления пара и O<sub>3</sub> являются наиболее существенными предикторами суточной скорости транспирации. Из всех атмосферных загрязнителей лишь концентрация O<sub>3</sub> оказывает значительное положительное воздействие на показатели транспирации всех деревьев, а концентрации SO<sub>2</sub>, NO, NO<sub>2</sub> и PM<sub>2,5</sub> практически на нее не влияют. Например, в модели транспирации каштана из общей 71,3% дисперсии факторов, влияющих на транспирацию, 32,4% дисперсии приходится на температуру воздуха, почвы и общую радиацию, дефицит давления пара и O<sub>3</sub> (в сумме эти факторы объясняют 68% почасовых и 80% суточных изменений транспирации), 17,9% – на загрязнители NO, NO<sub>2</sub>, SO<sub>2</sub> и PM<sub>2,5</sub>, 12,3% – на относительную влажность воздуха, 8,7% – на влажность почвы и осадки. В то же время для сосны китайской показано, что в почасовой динамике ведущими факторами являются фотосинтетически активное излучение и дефицит давления пара, в суточной динамике – фотосинтетически активное излучение, температура воздуха, и содержание воды в почве, а в сезонной и годовой динамике – содержание воды в почве, что свидетельствует о наличии вариабельности между ведущими факторами у разных древесных видов (Wang et al., 2011; Wang et al., 2012; Wang et al., 2014).

Последовательное влияние имитированного кислотного дождя (рН 3,0 в течение 1 месяца) и засухи (20 дней) на водный обмен саженцев сосны (*Pinus radiata* D. Don) показало, что кислотные дожди не влияют ни на потенциал воды, ни на относительное содержание воды, тогда как зарегистрировано заметное влияние на транспирацию и утечку электролита из хвои. Последовавшая засуха оказала большое влияние на потенциал воды (-2,5 МПа), относительное содержание воды (уменьшение на 50%), проницаемость мембраны (увеличение на 340%) и скорость транспирации (ингибирование на 25%). Следовательно, кислотные дожди, не оказывая значительного прямого воздействия, изменяют толерантность этого вида к засухе и повышают чувствительность к обезвоживанию (Mena-Petite et al., 1999). Оценка взаимосвязи между транспирацией, устьичным повреждением и смачиваемостью листьев у здоровых и отмирающих деревьев бука (*Fagus sylvatica* L.) показала, что транспирация связана со здоровьем дерева только когда климатические условия наименее благоприятны (июнь), а линейная регрессия между транспирацией и устьичным повреждением не показала какой-либо существенной корреляции – то есть структурные изменения в устьицах не влияют на транспирацию. Смачиваемость листьев тоже существенно не коррелируют ни с транспирацией, ни с устьичным повреждением (Paoletti et al., 1998).

На отвалах угольной промышленности Кузбасса у хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) выявлено незначительное повышение водоудерживающей способности относительно контроля (до 3-4%), снижение суточных потерь воды (до 5%) и значительное возрастание водного дефицита (до 20%). Показано, что в динамике вегетационного периода наиболее ярко эти тенденции проявляются в июле (Цандекова, Колмогорова, 2016).

В условиях загрязнения Сыктывкарского лесопромышленного комплекса показано, что не все процессы водного обмена хвои ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) претерпевают существенные изменения: на контрольном и загрязненном участках влагоемкость (57 и 58% соответственно), оводненность (53 и 57% соответственно) и водный потенциал (-0,2 Мп на обоих участках) практически

одинаковы. При этом в условиях загрязнения при возрастании устьичной проводимости (на  $0,6 \text{ моль/м}^2 \cdot \text{с}$ ) наблюдается незначительное повышение водного дефицита (на 5%) и значительное снижение интенсивности транспирации (на  $5,2 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}$ ) и фотосинтеза (на  $30,8 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}$ ), что подтверждает высокую чувствительность транспирации к стрессовым воздействиям (Сенькина, 2017).

В условиях избыточных концентраций Cd, Pb, Zn, Fe и Mn в почвах, прилегающих к промышленным заводам в городе Сосновец (Польша), который является главным центром Верхнесилезского промышленного района, показано пониженное относительное содержание воды (в среднем 76% по району исследований) в листьях робинии (*Robinia pseudoacacia* L.), причем с усилением загрязнения этот показатель значительно снижается (на 9% относительно контроля). Данная тенденция сохраняется на протяжении всего вегетационного периода. Выявлена значимая положительная корреляция между показателями относительного содержания воды, pH клеточного сока и содержанием металлов в почве (до 0,51). Индекс толерантности к загрязнению воздуха (4,7-9,2) показал чувствительность робинии к загрязнению воздуха, включая тяжелые металлы, что позволяет использовать ее в качестве биоиндикатора (Skrynetska et al., 2018).

Обследование деревьев лагерстремя (*Lagerstroemia speciosa* L.), посаженных вдоль обочины Национального шоссе в городе Дехрадун (Индия) показало, что листья характеризуются низкими скоростью ассимиляции углерода ( $6,31 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ ), интенсивностью транспирации ( $3,19 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ ), устьичной проводимостью ( $0,13 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ ) и устьичным сопротивлением ( $27,68 \text{ с} \cdot \text{м}^{-1}$ ), но при этом на фоне утолщения листьев наблюдается повышенная эффективность водопользования ( $1,99 \text{ мкмоль CO}_2/\text{моль}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ). Выявлено, что по сравнению с контрольными насаждениями в условиях интенсивного грузового трафика наблюдается снижение скорости ассимиляции углерода на 36,7%, интенсивности транспирации на 42,14%, устьичной проводимости на 66,85%, устьичной сопротивляемости на 212,2%. При этом выявлено утолщение листа на 40,54% и увеличение эффективности водопользования на 9,4%. Также обнаружено, что в условиях загрязнения повышается дефицит давления пара (на

63,18%) и концентрация пролина тканях листьев (на 15,61%), которые считаются индикаторами стресса. Анализ корреляционных связей показал, что снижение скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  имеет линейную зависимость с увеличением толщины листьев ( $R^2=0,94$ ), интенсивностью транспирации ( $R^2=0,96$ ), устьичной проводимостью ( $R^2=0,77$ ) и устьичным сопротивлением ( $R^2=0,79$ ). Кроме того, устьичное сопротивление имеет линейную зависимость с интенсивностью транспирации ( $R^2=0,73$ ) и устьичной проводимостью ( $R^2=0,99$ ). Таким образом, интенсивное движение транспорта в значительной степени нарушает физиологические функции деревьев (Singh et al., 2017).

Ранее в районе УПЦ был исследован водный обмен клена остролистного, тополей дрожащего, черного и бальзамического (Уразгильдин, Кужлева, 2003; Васильева, 2011). Показано, что листья исследованных древесных пород характеризуются высоким относительным содержанием воды (ОСВ) и низким дефицитом водного насыщения (ДВН). Характерной особенностью этих двух параметров является то, что в условиях сильного загрязнения ОСВ в целом ниже, чем в условиях контроля, а ДВН выше. В целом, значительного влияния загрязнения на эти параметры не обнаружено. Видоспецифические различия обнаруживаются при оценке влияния промышленного загрязнения на интенсивность транспирации (ИТ). У всех рассматриваемых видов в условиях загрязнения наблюдается усиление ИТ: незначительное у клена и тополей черного и бальзамического, и значительное у тополя дрожащего. Кроме того, усиление загрязнения сопровождается нарушением суточного хода транспирации у всех рассматриваемых видов. В большинстве случаев наблюдается постоянный рост ИТ в течение дня, единичны случаи постоянного спада ИТ в течение дня или резкого спада ИТ к полудню и восстановления к вечеру. В целом, из всех рассматриваемых видов наибольшей среднесуточной ИТ характеризуются клен и тополь дрожащий, далее в ряду уменьшения идут: тополь бальзамический, тополь черный.

Таким образом, обмен водой между растениями и окружающей средой – одно из важнейших условий существования растительных организмов, особенно произрастающих в экстремальных лесорастительных условиях (Алексеев, 1948;



Максимов, 1952; Гусев, 1963; Якушев, 1974; Кулагин, 1985; Николаевский, 1990; Plant stems..., 1995; Meinzer, 2001).

#### **1.4. Влияние техногенеза на пигментный комплекс ассимиляционного аппарата**

Фотосинтез – очень чувствительный физиологический процесс, зависящий от состояния ассимиляционного аппарата и растения в целом. Изучение поведения пигментного фонда растений в онтогенезе и в зависимости от основных факторов внешней среды имеет особую ценность, так как создает возможность воздействия на фотосинтетическую продуктивность через ее основу – пигментный аппарат (Шлык, 1975). Хлорофилл – основной фотосинтетический пигмент растения, который преобразует световую энергию в химическую энергию. Хлорофилл имеет несколько модификаций, из которых хлорофиллу *a* принадлежит ведущая роль в функционировании фотосинтетических систем листа. В то же время процесс фотосинтеза возможен лишь при наличии всех компонентов пигментного комплекса. Помимо хлорофилла *a* это также хлорофилл *b* и каротиноиды. Хлорофилл-*b* в качестве вспомогательного пигмента косвенно действует при фотосинтезе, перенося поглощаемый им свет на хлорофилл-*a*. Каротиноиды обычно представлены двумя ( $\alpha$  и  $\beta$ ) каротинами и пятью ксантофиллами (лютеином, зеаксантином, виолаксантином, антераксантином и неоксантином), которые проявляют сильное поглощение света в синей области спектра. Каротины локализованы преимущественно в ФС I (фотосистеме 1), а ксантофиллы сосредоточены главным образом в ФС II (фотосистеме 2). Каротиноидам принадлежит важнейшая роль в защите зеленых пигментов листа от фотоокисления. Пожелтение, или хлороз листьев – результат их неспособности увеличивать или сохранять содержание хлорофилла, что зависит от ряда внутренних и внешних факторов (Дончева-Бонева, 1996; Mathis, Kleo, 1973; Goodwin, 1980; More, Chaubal, 2017).

В целом содержание хлорофилла *b* и каротиноидов в растениях обычно более изменчиво, так как первые, синтезируясь в дополнительном количестве, компенсируют недостаточное освещение (поступление световых квантов ниже

уровня насыщения), а вторые (каротиноиды), помимо участия в фотосинтезе, выполняют роль важнейших компонентов антиоксидантной системы. Они выступают в качестве эффективной защиты от свободных радикалов, которые неизбежно образуются в результате метаболических реакций не только в листьях, но и в других органах растений (частях цветка, плодах и пр.) (Кавеленова и др., 2008).

Общее содержание различных пигментов в листьях неодинаково у разных растений. Древесные растения в целом характеризуются меньшей интенсивностью фотосинтеза на единицу площади листовой поверхности по сравнению с сельскохозяйственными травянистыми. Это связано с количеством фотосинтетических единиц в хлоропластах древесных растений, которые по данному показателю существенно уступают травянистым (Гетко, 1989). Считается, что различия в максимальном содержании пигментов у растений разных видов и экотипов связаны с теми условиями инсоляции, в которых происходило их формирование (Шульгин, Ходоренко, 1969). Эти различия наследственно закреплены и выступают как фотоиндикаторы условий среды. Исследуя пластидный аппарат травянистых растений листопадных лесов, Т.К. Горышина с соавторами (Горышина и др., 1975; Горышина, 1991) пришли к выводу, что размеры хлоропластов и их количество в единице объема клетки довольно стабильны; изменяется лишь оптическая плотность хлоропластов. Содержание хлорофилла *a* и *b* значительно выше у теневых листьев. Однако уровень фотосинтетической активности зависит не от уровня содержания хлорофилла, гораздо большую роль играет соотношение скоростей образования новых и разрушения старых молекул хлорофилла. Последнее же находится в прямой зависимости от физиологического состояния клетки и растения, определяемого во многом условиями произрастания (Doudell et al., 1970; Nosticzius, 1971).

В условиях города из-за более высоких температур воздуха, асфальтового покрытия, повышенной плотности почв, загрязненности почв солями (вызывающими осмотическое связывание воды), уменьшается листовая поверхность и существенно снижается фотосинтетическая деятельность деревьев (Тарабрин, 1990; Лихолат, Мыщик, 1996; Николаевский, 1998; Неверова, 1999;

Неверова, Колмогорова, 2002). К факторам, снижающим фотосинтетическую активность древесных растений в условиях техногенеза, следует отнести также пыль и сажу в воздухе, которые приводят к закупориванию устьиц, задержке поглощения  $\text{CO}_2$  растениями, изменению оптических свойств и теплового баланса листа. Кроме того, немаловажным фактором является повышенная мутность городской атмосферы, уменьшающая продолжительность солнечного влияния и ослабляющая приход солнечной радиации (Илькун, 1978; Веретенников, 1980; Экологические проблемы..., 1998; Чернышенко, 2001).

Кислые газы техногенного происхождения ( $\text{SO}_2$ ,  $\text{NO}_x$ , HF, HCl) понижают водный потенциал клеточных стенок, приводящий к плазмолизу; вызывают набухание хлоропластов, дезорганизацию их внутренней мембранной системы; снижают синтез хлорофилла и его активность (Бухарина и др., 2007). Актуальными являются вопросы синергического взаимодействия загрязняющих веществ: установлено, что одновременное действие трех загрязняющих газов оказывает более сильное влияние на количество пигментов фотосинтеза, чем действие каждого газа в отдельности (Кулагин, 1974; Гетко, 1989; Дончева-Бонева, 1996; Tiwari et al., 2006).

Помимо факторов прямого воздействия существуют также факторы косвенного плана. Установлено, что при недостатке азота, фосфора, калия происходит снижение интенсивности фотосинтеза (Крамер, Козловский, 1983; Рожков, Михайлова, 1989; Васфилов, 2003). В условиях техногенного загрязнения усиливается синтез абсцизовой кислоты, что также ингибирует процесс фотосинтеза (Гамалей, Куликов, 1978; Мокроносов, 1983; Васфилов, 2003).

Необходимо также учитывать закономерности суточной и сезонной динамики фотосинтеза древесных растений. В условиях урбанизированной среды, отличающейся комплексным недостатком влаги в почве и атмосферном воздухе, ярко выражено влияние вечернего водного стресса на интенсивность предвечернего фотосинтеза. Сезонные изменения фотосинтетической активности происходят при изменении площади растущего листа (Веретенников, 1980). В течение вегетации фотосинтетическая активность листьев повышается до момента

полного формирования листовой пластинки, затем с увеличением возраста – понижается (Веретенников, 1980; Крамер, Козловский, 1983).

В литературе нет единого мнения о механизме действия поллютантов на пигментный комплекс растений. Очевидно, степень воздействия зависит от вида растения, условий произрастания, состава и концентрации токсикантов и длительности их воздействия (Тужилкина, 2009). В условиях интенсивной техногенной нагрузки могут происходить изменения в пигментном фонде растений, которые могут служить индикатором их толерантности к этому фактору. О степени сформированности фотосинтетического аппарата можно судить по отношениям «Хл *a* / Хл *b*» и «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды», которые являются маркерами антропогенного воздействия на окружающую среду. При загрязнении атмосферы, как правило, первое из представленных соотношений уменьшается, второе – увеличивается. Некоторые авторы указывают на то, что снижение величины «Хл *a* / Хл *b*» может характеризовать газоустойчивость растений. Чаще всего, хлорофилл *a* является более лабильным в отношении любых нарушений естественного пигментного комплекса (Закман, 1969; Шульгин, Ходоренко, 1969; Шлык и др., 1970; Сулова, Николаевский, 1971; Кулагин, 1974; Горышина и др., 1975; Шлык, 1975; Мацков, 1976; Илькун, 1978; Силаева, 1978; Сидорович, Гетко, 1979; Гетко, 1989; Сергейчик, 1994; Дончева-Бонева, 1996; Кулагин, 2006; Кириенко, Терлеева, 2009; Malhotra, 1976).

Считается, что общей реакцией для всех видов растений является интенсивное разрушение всех пигментов при появлении видимых поражений на листьях (Горышина и др., 1975; Гетко, 1989). С другой стороны, интенсивное загрязнение атмосферы промышленными токсикантами по-разному влияет на содержание и соотношение пигментов в ассимиляционных органах древесных растений и известны случаи, когда промышленное загрязнение приводит к росту количества пигментов (Сулова, Николаевский, 1971; Сидорович, Гетко, 1979). Оба заключения подтверждаются большим количеством публикаций, как отечественных, так и зарубежных исследователей, которые представлены ниже.

Оценка индекса толерантности у двадцати трех видов растений,

произрастающих возле Пекинского металлургического завода (Китай), который является источником загрязнителей воздуха, таких как SO<sub>2</sub>, CO, NO<sub>2</sub> и тяжелые металлы, показала вариабельность между параметрами, используемыми для его вычисления, связанную с изменениями температуры и влажности воздуха, водного статуса растения и периода вегетации. Единых тенденций как в пределах одной жизненной формы, так и между различными жизненными формами не обнаружено. У большинства изученных видов изменение содержания общего хлорофилла в течение вегетационного периода четко соотносится с адекватным изменением индекса толерантности, однако, у 3 из 9 деревьев и у 2 из 6 кустарников изменение этих показателей характеризуется разнонаправленностью. Так, у деревьев *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent. и *Robinia pseudoacacia* L. снижение содержания суммы хлорофиллов на 25,8%, 54,8% и 2,1% сопровождается увеличением индекса толерантности на 24,5%, 77,3% и 55,2% соответственно. В то же время *B. papyrifera* классифицирована как чувствительный вид в июле, но толерантный в остальные месяцы вегетации. Отмечается, что кустарники в целом более толерантны к загрязнению воздуха, чем деревья. Из рассмотренной совокупности выделены толерантные и умеренно-толерантные виды, рекомендуемые для озеленения завода, виды с переходной толерантностью, рекомендуемые для озеленения в случаях, когда эти виды обладают значительной способностью поглощать загрязнители воздуха, и чувствительные, применение которых следует избегать (Liu, Ding, 2008).

Проведена имитация SO<sub>2</sub>-стрессовой среды с использованием камеры фумигации в концентрациях 0 – 25 – 50 – 100 – 200 мг/м<sup>3</sup> среди трех видов кустарников. Через 72 ч воздействия SO<sub>2</sub> уменьшало содержание хлорофилла а, хлорофилла b и каротиноидов и увеличивало содержание серы. На основании газообменных характеристик и реакции флуоресценции хлорофилла показан ряд устойчивости растений к SO<sub>2</sub>: *Euonymus kiautschovicus* Loes. > *Ligustrum vicaryi* L. > *Syringa oblata* Lindl. (Duan et al., 2019) Тропические деревья, фумигированные O<sub>3</sub> концентрациями 40ppbv, 80ppbv и 120ppbv, показали

значительное снижение общего содержания хлорофилла и чистого фотосинтеза, что говорит об их относительно высокой чувствительности к этому загрязнению. Сокращение содержания общего хлорофилла колебалось от 12 до 36% у *Bauhinia variegata* L., 11-35% у *Ficus religiosa* L. и 3-26% у *Pongamia pinnata* (L.) Pierre. Чистый фотосинтез был также уменьшен на 6-26% у *B. variegata*, 16-39% у *F. infectoria* и 7-31% у *P. pinnata* (Chapla, Kamalakar, 2004). Исследования, проведенные в Китае на четырех городских древесных видах, применяемых для озеленения (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Fraxinus chinensis* Roxb., *Platanus orientalis* L., *Robinia pseudoacacia* L.), путем фумигации O<sub>3</sub> в камерах показали, что у всех видов при появлении видимых повреждений, микроскопических изменений (коллапс палисадных паренхимных клеток, накопление каллозы, ускоренное старение хлоропластов и митохондрий) наблюдается снижение ассимиляции CO<sub>2</sub>, активности рибулозобисфосфаткарбоксилазы, скорости переноса электронов и флуоресценции (квантовый выход нециклического переноса электронов, и гашение фотохимической эффективности ФСII), а также повышение общей антиоксидантной емкости, содержания фенолов и аскорбатов. Существенного взаимодействия между фотосинтезирующими и антиоксидантными системами при фумигации O<sub>3</sub> не обнаружено, что говорит о чувствительности данных видов (Gao et al., 2016).

Культивирование ростков древесных растений в почве, загрязненной фторидом и сульфитом, показало, что содержание хлорофилла *a* в устойчивых растениях (*Eleagnus angustifolia* L. и *Robinia pseudoacacia* L.) уменьшается на 6,2-190,0%, хлорофилл *b* уменьшается на 3,1-124,6%, изменение содержания каротиноидов характеризуются их 4,5-5,5-кратным снижением по сравнению с контрольными растениями. Все вариации загрязняющих веществ, вводимых в почву, вызывают значительное снижение уровня хлорофилла *a* (14,7-55,4%) у неустойчивой *Lonicera tataricum* L., количество хлорофилла *b* для этого вида уменьшается в 1,45-1,88 раза. Для неустойчивых видов (*Gleditsia triacantos* L., *Lonicera tataricum* L.) содержание каротиноидов уменьшается на 36,5-86,3% (Prysedsky, Lykholat, 2017).

Исследования каротиноидов (неоксантин, виолаксантин, лютеин и  $\beta$ -каротин) в однолетней хвое *Pinus sylvestris* L. в 2 км от производства фосфорных удобрений (загрязнение SO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub>, F, Al, Pb, Cu) в Лубоне (Польша) показали, что под воздействием промышленного загрязнения значительно уменьшаются концентрации неоксантина и виолаксантина, но значительно увеличиваются концентрации лютеина и  $\beta$ -каротина по сравнению с контрольными условиями. При этом нарушаются естественные пропорции между каротиноидами: ряд возрастания каротиноидов в контроле (неоксантин >  $\beta$ -каротин > виолаксантин > лютеин) трансформируется в ряд возрастания в загрязненных условиях (лютеин >  $\beta$ -каротин > неоксантин > виолаксантин). В целом среди изученных пигментов преобладает  $\beta$ -каротин, что является результатом глубокого окисления (превращение зеаксантина в виолаксантин) и свидетельствует о повреждении фотосистемы под воздействием промышленного загрязнения и о работе механизмов защиты фотосистем (Matysiak, 2001).

Исследования скорости фотосинтеза и антиоксидантной ферментативной активности у деревьев *Platanus occidentalis* L., растущих на сильно загрязненных улицах Сеула (Южная Корея) и у деревьев *Erythrina orientalis* Murr., растущих в городах с высоким уровнем загрязнения воздуха Макати и Кезоне (Филиппины) показали, что высокие уровни загрязнения SO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub> и взвешенными веществами значительно снижают скорость фотосинтеза по сравнению с контрольными участками, но при этом значительно повышают активность антиоксидантных ферментов – аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы, что является компенсаторным механизмом для минимизации ущерба от стресса (Woo, Je, 2006, Woo et al., 2007).

Промышленное загрязнение в Паневнике (индустриальная зона возле г. Катовице, Польша) состоит из сульфатов, сульфидов, нитратов, нитритов, соединений хлора и фтора, оксидов алюминия, угольной пыли, аммиака и пыли тяжелых металлов (Zn, Pb, As.). В хвое текущего года генерации данный тип загрязнения вызывает снижение содержания хлорофилльных пигментов у *Pinus strubus* L. и *Pinus nigra* Arnd. (незначительное у первого и значительное у второго),

но незначительное увеличение у *Pinus silvestris* L. и *Pseudotsuga menziesii* Franco. При этом у всех четырех видов наблюдается значительное возрастание содержания феофитина. В то же время в хвое второго года генерации всех четырех видов все исследованные пигменты показывают рост относительно контроля, но в разной степени интенсивности. Высказывается мнение, что феофитин не является удобным индикатором для проверки эффекта загрязнения (Gowin, Goral, 1977).

В районе газового завода Оторогун (штат Дельта, Нигерия) показано значительное увеличение (в 2-4 раза) содержания общего хлорофилла и индекса толерантности (от 2 до 45%) по сравнению с контролем у шести видов растений, имеющих следующий порядок толерантности: *Emilia sonchifolia* (L.) DC. ex Wight (1,49%) > *Manihot esculenta* Crantz (2,19%) > *Elaeis guineensis* Jacq. (2,41%) > *Impereta cylindrica* (L.) P.Beauv. (25,56%) > *Eupatorium odoratum* L. (35,17%) > *Psidium guajava* L. (45,11%). Однако процент возрастания содержания общего хлорофилла исследованных видов не соотносится с процентом возрастания их индекса толерантности (Agbaire, Esiefarienne, 2009). Аналогичные результаты были получены вокруг нефтеразведочной станции Эрхойке-Кокори того же штата Дельта. Здесь выявлен следующий порядок толерантности: *Mangifera indica* L. > *Eupatorium odoratum* L. > *Impereta cylindrica* (L.) P.Beauv. > *Manihot esculenta* Crantz > *Terminalia catappa* L. > *Anacardium occidentale* L. > *Bambusa bambos* (L.) Voss > *Musa paradisiaca* L. > *Elaeis guineensis* Jacq. > *Psidium guajava* L. (Agbaire, 2009). Высокие уровни промышленного загрязнения, вызванные нефтехимическими заводами в промышленном районе города Махшахр на юге Ирана, привели к повреждению лесов *Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels (10-15-летние деревья). Основными токсикантами в промышленной области являются: NO<sub>x</sub>, SO<sub>2</sub>, CO, HF, NH<sub>3</sub>, Cl, HCl, CaO, CaCO<sub>3</sub>, твердые и жидкие аэрозоли и органические соединения, повышенные концентрации кремния, алюминия, натрия, железа, кадмия и более низкие концентрации магния, кальция, никеля, свинца, меди, цинка, марганца, а также пыль. В загрязненных областях, при значительном уменьшении морфологических параметров (длина, ширина и площадь листа, длина жилок), наблюдались более



высокие концентрации хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов по сравнению с деревьями в незагрязненных областях (Seyyednejad et al., 2009b).

Оценены листья дерева *Brachylaena discolor* DC. в качестве биоиндикатора загрязнения диоксидом серы в промышленном районе Южного Дурбанского бассейна в Южной Африке. Показано увеличение относительного содержания хлорофилла на загрязненных участках по сравнению с контролем, причем этот показатель значительно коррелирует с сезонным изменением концентраций SO<sub>2</sub> в приземном слое и в листьях (Areington et al., 2017).

Целый кластер исследований в Индии посвящен отрицательному влиянию пыли и токсикантов в городских условиях и на национальных автомагистралях, а также выбросов промышленных предприятий и загрязненной воды в реках на пигменты листьев древесных растений и кустарников.

В Самбалпуре (штат Орисса, Индия) проведено исследование сезонных изменений в накоплении пыли на листьях и содержании пигментов в листьях шести видов растений вблизи автострады и двух рисовых заводов. Уменьшение осаждения пыли обнаружено в ряду *Tabernaemontana divaricata* R.Br. ex Roem. & Schult. > *Ipomea carnea* Jacq. > *Pongamia pinnata* (L.) Panigrahi > *Ficus religiosa* L. > *Ficus benghalensis* L. > *Quisqualis indica* L.. У всех изученных видов показана значительная корреляция между сезонным увеличением пылевой нагрузки (сезон дождей < лето < зима) и уменьшением содержания пигментов. При этом хлорофилл *a* у всех видов и во все сезоны как минимум вдвое превышает содержание как хлорофилла *b*, так и каротиноидов, которые всегда находятся приблизительно на одинаковом уровне (Prusty et al., 2005). Аналогичные исследования проведены для деревьев *Ficus religiosa* L., *Ficus bengalensis* L., *Mangifera indica* L., *Dalbergia sissoo* Roxb., *Psidium guajava* L. и *Dendrocalamus strictus* (Roxb.) Nees вдоль центральной городской дороги с высокой плотностью движения в г. Варанаси (Индия). Все виды имеют максимальное осаждение пыли в зимний сезон, за которым по мере уменьшения осаждения следуют летний и дождливый сезоны. Содержание хлорофилла уменьшалось, а содержание аскорбиновой кислоты увеличивалось с увеличением осаждения пыли. Показана

очень сильная корреляция между осаждением пыли и содержанием хлорофилла (отрицательная) и аскорбиновой кислоты (положительная) (Prajapati, Tripathi, 2008). Исследованы деревья *Polyalthia longifolia* (Sonner) Thw., *Alstonia scholaris* R. Br., *Mangifera indica* L. и кустарники *Clerodendron infortunatum* L., *Eupatorium odoratum* L., *Hyptis suaveolens* (L.) Poit., растущие вдоль Национального шоссе – 47 (Индия) от Парассалы до Кадамбаттуконама (75 км). У всех видов наибольшие индексы толерантности наблюдаются в муссон (июль), а наименьшие и приблизительно равные – зимой (ноябрь) и летом (март), а наибольшее содержание общего хлорофилла – в муссон и зимой. При этом вдоль шоссе наблюдается значительное подавление содержания общего хлорофилла относительно контроля во все исследованные сезоны (Jyothi, Jaya, 2010). Исследования на 12 пробных площадях в г. Ахмадабад (7-й по величине столичный город Индии), имеющем источники загрязнения – теплоэлектростанция, железнодорожная станция и дороги – показали, что осажденная пыль оказала негативное влияние на площадь листьев, биомассу, пигменты исследованных деревьев (*Azadirachta indica* A. Juss, *Cassia fistula* L., *Ficus religiosa* L., *Ficus virens* Aiton), а устьичный индекс был увеличен у всех придорожных деревьев (Chaudhary, Rathore, 2019).

Исследования вдоль национальной автомагистрали № 58 в г. Харидвар (один из туристических центров, Индия) в результате загрязнения воздуха SO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub>, и взвешенными твердыми частицами показали значительное снижение хлорофиллов *a* и *b*, общего хлорофилла и каротиноидов по сравнению с контролем у шести видов деревьев, ранжированных по уровню снижения пигментов: *Mallotus philippinensis* Muell-Arg (17,8%) < *Tectona grandis* Linn.f. (23,3%) < *Shorea robusta* Gaertn.f. (25,8%) < *Eucalyptus citriodora* Hook. Syn. (43,0%) < *Mangifera indica* L. (43,8%) < *Holoptelea integrifolia* (Roxb.) Planch (48,7%). При этом ранжирование по индексу толерантности представляет иную картину: *Mangifera indica* (6,76) < *Eucalyptus citriodora* (7,32) < *Tectona grandis* (7,4) < *Shorea robusta* (9,02) (Joshi, Swami, 2007, 2009). Для оценки аналогичного загрязнения на городских улицах (Долина Дехрадун, Индия) с умеренной,

сильной и тяжелой нагрузками отобраны чувствительные виды на основе индекса толерантности к загрязнению воздуха: *Cassia fistula* L. (7,56) < *Mangifera indica* L. (8,10) < *Eucalyptus hybrid* (8,69). Выращенные в закрытом грунте в течение одного года, эти растения подвергались загрязнению воздуха в течение трех месяцев. У всех видов показано резкое и значительное снижение общего хлорофилла в условиях загрязнения относительно контроля и восстановление по мере уменьшения уровня загрязнения. Индекс толерантности не в полной мере отражает чувствительность общего хлорофилла к уровню загрязнения (Tripathi, Gautam, 2007).

Индекс толерантности к загрязнению воздуха рассчитан для 24 видов деревьев, произрастающих в промышленном районе Висахапатнама (Индия), характеризующимся выбросами тяжелой промышленности. Несмотря на отсутствие четкого соответствия между рядом уменьшения индекса толерантности у исследованных видов и рядом уменьшения в их листьях содержания общего хлорофилла получены сильные корреляционные отношения ( $r=0,71$ ) между этими параметрами (Lakshmi et al., 2008). Исследованы 14 видов деревьев и 6 видов кустарников, произрастающих на территории Руркельского металлургического завода (Индия) и вокруг него. Наибольшее содержание общего хлорофилла у всех видов наблюдается в сезон дождей, далее по степени уменьшения лето и зима, а индекс толерантности у подавляющего большинства видов выше зимой, наименьший летом. Прямая зависимость между индексом толерантности и содержанием общего хлорофилла отсутствует (Das, Prasad, 2010). В пределах 2-х километровой зоны в районе металлургических и химических заводов промышленного центра Калунга (района Сундаргарх, Одиша, Индия) с преимущественным загрязнением  $SO_2$ ,  $NO_x$  и промышленной пылью показано снижение содержания общего хлорофилла в листьях растений по мере приближения к источникам эмиссий, причем у одних видов значительное (*Azadirachta indica* A. Juss, *Tamarindus indica* L., *Lantana camara* L., *Vitex negundo* L.), а у других не столь значимое (*Cassia siamea* Lam., *Dalbergia sissoo* Roxb., *Mangifera indica* L., *Calotropis procera* (Aiton) Dryand.) (Swain et al., P. 2016). В результате выбросов золы от Бадарпурской ТЭЦ (Нью-Дели, Индия)

показано значительное снижение содержания хлорофилла *a*, хлорофилла *b*, общего хлорофилла и каротиноидов в листьях *Azadirachta indica* A. Juss по мере приближения к источнику эмиссий (Qadira et al., 2016). Большое количество отходов образуется в Индии при производстве сахара и содержит взвешенные твердые вещества, органические вещества. В этих условиях на пяти видах деревьев (*Ficus benghalensis* L., *Delonix regia* (Bojer ex Hook.) Raf., *Ficus religiosa* L., *Azadirachta indica* A. Juss и *Pongamia pinnata*) показано снижение в листьях содержания всех пигментов – хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов (Thambavani, Sabitha, 2012).

Оценено содержание пигментов в растениях, растущих в загрязненной воде реки Митхи (Мумбаи, Индия). До 80% городских отходов Индии оказывается в ее водах, причем по мере впадения притоков в реку уровень загрязнения повышается вплоть до выхода в море, на основании чего выделено 4 загрязненных участка и контроль. Несмотря на сильное варьирование содержания пигментов в листьях исследованных видов, показано что в контроле их содержание в целом выше, чем в загрязненных участках. Полученные данные позволяют выделить виды индикаторы (*Ricinus communis* L., *Alternanthera paronchiodes* A.St.-Hil., *Ficus hispida* L.f.) у которых содержание хлорофиллов *a*, *b*, и каротиноидов значительно снижается по мере усиления загрязнения реки, толерантные виды (*Avicennia marina* (Forssk.) Vierh., *Sida acuta* Burm.f.) у которых при усилении загрязнения возрастает концентрация пигментов, и виды (*Tamarindus indica* L., *Salvadora persica* L., *Ficus racemosa* L.) не проявляющие четких тенденций в ответ на загрязнение (More, Chaubal, 2017).

С другой стороны, обзор исследований, проведенных в той же Индии, показывает, что различные авторы выявили как снижение, так и увеличение содержания пигментов в условиях промышленного загрязнения воздуха (Seyyednejad et al., 2011). Так, оценено совокупное и индивидуальное воздействие основных загрязнителей воздуха (твердые частицы менее 10 мкм, общее количество взвешенных твердых частиц, SO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub> и O<sub>3</sub>) на тринадцать видов тропических деревьев в течение шести сезонов в течение двух лет в трех

различных городских районах (транспортных, промышленных и жилых) города Варанаси в Индии. На всех исследуемых участках концентрации загрязнителей воздуха, особенно твердых частиц и  $\text{NO}_2$ , превышали установленные нормативы. На содержание  $\text{Ch1a}$ ,  $\text{Ch1b}$ , общего хлорофилла (TChl) и каротиноидов у большинства видов растений значительное влияние оказали расположения точки взятия пробы и сезон. Были зарегистрированы различные вариации во всех функциональных характеристиках листьев с увеличением нагрузки загрязнения:  $\text{Ch1a}$  – восемь видов растений показали значительное увеличение на 20-92%, а пять – значительное снижение на 17-73%;  $\text{Ch1b}$  – девять видов растений показали значительное увеличение на 16-82%, а четыре – значительное снижение на 22-44%; TChl – восемь видов растений показали значительное увеличение на 19-85%, а пять – значительное снижение на 17-50%; каротиноиды – девять видов растений показали значительное увеличение на 15-36%, а четыре – значительное снижение на 8-39%; в соотношении  $\text{Ch1a/b}$  – восемь видов растений показали значительное приращение 15-77%, а пять – значительное снижение на 18-72%; в соотношении TChl/Car – девять видов растений показали значительные приращения на 26-95%, а четыре – значительное снижение на 6-37%. Сделан вывод, что тенденция к снижению соотношения TChl/Car является явным свидетельством раннего стресса у растений. Среди загрязнителей главными факторами стресса являются взвешенные твердые частицы и  $\text{O}_3$ , вызывающие 47% и 33% изменчивости функциональных характеристик листьев. (Mukherjee, Agrawal, 2018). Выбросы кремниевого комбината в Курнуле (Андхра-Прадеш, Индия) стимулировали увеличение индекса толерантности листьев *Cajanus cajan* (L.) по сравнению с контролем на 13,14%, и значительное увеличение содержания общего хлорофилла на 42,02% (Meerabai et al., 2012).

Анализ литературных данных разных стран по индексу толерантности (одним из составляющих индекса является содержание общего хлорофилла) показал, что по степени снижения индекса у различных видов растений в ответ на промышленное загрязнение образуется ряд: Китай > Индия > Индонезия > Венгрия > Нигерия > Иран (Molnár et al., 2018).

Обзор отечественных публикаций также демонстрирует неоднозначность адаптивных реакций пигментного комплекса хвойных и лиственных лесообразователей на различные типы промышленного загрязнения:

Изучены морфологические, физиологические и биохимические показатели листьев *Tilia cordata* Mill., *Populus tremula* L., *Salix fragilis* L., *Salix alba* L. из разных городских районов Арзамаса (промышленный город Нижегородской области), характеризующихся разным уровнем техногенного загрязнения отраслями машиностроения и приборостроения, производства строительных материалов и др. Увеличение техногенной нагрузки привело к снижению концентрации всех фотосинтетических пигментов, наиболее сильно хлорофилла *a*, но в то же время привело к увеличению концентрации каротиноидов, наиболее значительно в листьях липы, ивы хрупкой и, в меньшей степени, ивы белой, что свидетельствует об увеличении защитной роли этого пигмента. Кроме того, в листьях этих трех деревьев было установлено повышенное соотношение хлорофилла *a/b*, характерное для устойчивых видов растений, что является признаком более высокой потенциальной фотохимической активности листьев и скорости фотосинтеза (Rostunov et al., 2017).

Выбросы Иркутско-Черемховского промышленного центра обусловлены предприятиями теплоэнергетики, металлургии, химической и нефтехимической промышленности и содержат соединения серы и азота, оксиды углерода, пыль, стойкие органические загрязнители и др. Показано уменьшение содержания Ch1*a*, Ch1*b*, каротиноидов, доли хлорофиллов в светособирающем комплексе, максимальной флуоресценции хлорофилла и соотношения переменной к максимальной флуоресценции хлорофилла в хвое сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях загрязнения по сравнению с контролем. В то же время пропорции «Ch1*a*/Ch1*b*» и «(Ch1*a*+Ch1*b*)/Каротиноиды» растут по сравнению с фоновыми значениями, в первом случае за счет снижения уровня Ch1 *b*, во втором случае за счет снижения уровня каротиноидов. Выявлены средние, сильные и очень сильные обратные корреляционные связи между содержанием в хвое S, F, Hg, Pb, Cd, Fe, Al и уровнем пигментов ( $r =$  от -0,51 до -0,95) (Mikhailova et al., 2017).

В условиях длительного неповреждающего воздействия промышленных выбросов (окись углерода, окись азота, сернистый ангидрид и неорганическая пыль) Сыктывкарского лесопромышленного комплекса показан рост содержания хлорофиллов у сосны и ели (в 1.2-1.3 раза) по сравнению с контролем, однако в отношении каротиноидов эти виды различаются – у сосны содержание этих пигментов увеличивается, а у ели уменьшается. Соотношение «Хл  $a$  / Хл  $b$ » в условиях загрязнения возрастает у обоих видов, в то время как соотношение «(Хл  $a$  + Хл  $b$ ) / Каротиноиды» у сосны уменьшается, а у ели напротив растет. Через 14 лет при значительном снижении объемов выбросов различия между загрязнением и контролем по всем показателям фактически исчезают и становятся недостоверными. Сделан вывод о стабильности пигментного комплекса ели к загрязнению, у сосны он более чувствителен (Тужилкина, 2009; Тужилкина, Плюснина, 2014).

Исследования содержания пигментов в хвое ели (*Picea obovata* Ledeb.) вдоль городских магистралей г. Красноярска показали их существенное и достоверное снижение относительно контроля: хлорофилла  $a$  хвои второго года жизни в 2,3-3 раза, третьего года жизни в 1,6-1,7 раза; хлорофилла  $b$  хвои второго года жизни в 2,6-3,5 раза, третьего года жизни в 3-3,2 раза; каротиноидов хвои второго года жизни в 2,8-3,6 раза, третьего года жизни в 1,4-1,6 раза. При этом соотношение пигментов  $a/b$  в хвое второго и третьего годов жизни в условиях техногенной среды выше контрольных значений, что свидетельствует о том, что изменения в пигментном комплексе происходят главным образом за счет снижения содержания хлорофилла  $b$ . По степени наибольшего подавления пигменты располагаются в ряду: Хл  $a$  < Хл  $b$  < Каротиноиды (Донцов и др., 2016).

В исследованиях с березой показано, что в результате загрязнения атмосферного воздуха эмиссиями автотранспорта в большей степени снижается содержание хлорофилла  $b$  по сравнению с хлорофиллом  $a$  (Колмогорова, 2009). Другой автор отмечает не только влияние городского автотранспорта на снижение содержания пигментов у березы (*Betula pendula* Roth.) относительно контроля, но и равноценное угнетающее действие ксилотрофных грибов 1 и 2

стадий развития (чага 1 и чага 2): Хл *a* уменьшается в ряду: загрязнение > чага 1 > чага 2; Хл *b* в ряду: чага 1 > чага 2 > загрязнение; Каротиноиды в ряду: чага 2 > загрязнение > чага 1; «Хл *a* / Хл *b*» в ряду: загрязнение > чага 2 > чага 1; «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» в ряду чага 1 > чага 2 > загрязнение. Таким образом Хл *a* и каротиноиды сильнее подавляются грибами, чем загрязнением от автотранспорта, на Хл *b* большее влияние оказывает загрязнение, чем грибы, но на сумму хлорофиллов загрязнение оказывает большее воздействие, чем грибы (Баландакин, 2014).

Загрязнение воздушного бассейна города Калининграда приводит к значительному увеличению уровня зеленых пигментов, каротиноидов и антоциановых пигментов у деревьев рябины (*Sorbus aucuparia* L.), липы (*Tilia cordata* Mill.), клена (*Acer platanoides* L.) и ели (*Picea pungens* Engelm.). У всех видов выявлена прямая корреляционная зависимость между количеством зеленых пигментов и аскорбиновой кислотой и обратная корреляция между накоплением хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов. Устойчивость древесных пород к загрязнению воздушной среды снижается в ряду: ель → клен → липа → рябина (Майдебура, 2006). Установлено, что вблизи промышленных предприятий интенсивность фотосинтеза липы мелколистной примерно в 10 раз превышает таковую вдоль магистральных автомобильных линий (Бухарина и др., 2007). По сравнению с другими лиственными породами имеются данные о значительно большем (на 41,8%) снижении содержания пигментов под влиянием загрязнения, преимущественно хлорофилла *a* (Рязанцева, Спахова, 1980; Фролов, 1980).

В условиях нефтехимического загрязнения у клена остролистного наблюдается снижение концентрации хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов, причем наиболее чувствительными к загрязнению являются хлорофилл *b* и каротиноиды (Васильева, 2011), а реакция пигментов ивы белой зависит от периода вегетации: до середины вегетации при усилении загрязнения наблюдаются незначительные и недостоверные уменьшение содержания хлорофилла *a*, увеличение содержания хлорофилла *b*, и значительное и достоверное компенсаторное увеличение содержания каротиноидов; в середине вегетации происходит резкий скачок



увеличения содержания всех пигментов; в конце вегетации концентрация всех пигментов понижается в ответ на усиление загрязнения (Ахмадуллин, 2014).

### **1.5. Аккумуляция тяжелых металлов и их влияние на растительные организмы**

На протяжении многих десятилетий в связи с развитием промышленности усиливается загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами (ТМ) в масштабах, которые несвойственны природе. В силу этого возрастание их содержания в окружающей среде становится серьезной экологической проблемой современности (Винник, 1961; Илькун, 1978; Гетко, 1989; Мацкунас и др., 2002; Кулагин и др., 2010; Радостева, 2011; Гиниятуллин, 2012). Несмотря на то, что многие ТМ не являются необходимыми для растений, они могут ими активно поглощаться, накапливаться и по пищевым цепям поступать в организм человека (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Нестерова, 1989; Баимова, 2009). Кроме того, металлы обладают кумулятивным действием и сохраняют токсические свойства в течение длительного времени (Ковальский, 1974; Ильин, Степанова, 1980; Гармаш, 1982; Касатиков и др., 1992; Напрасникова, 1993; Ильин, Сысо, 2001).

Значительное увеличение содержания ТМ в окружающей среде сопровождается их накоплением в растениях, что оказывает негативное влияние на их рост, развитие и продуктивность (Ткалич, 1970; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Нестерова, 1989; Плеханова, Обухов, 1992; Матвеев и др., 1997; Кулагин и др., 2010). Поступление ТМ в растения во многом зависит от их концентрации в почве. Из корней металлы транспортируются в вышерасположенные органы по сосудам ксилемы с транспортирующим током (Ковальский, 1974; Ильин, 1980; 1991; Крамер, 1983; Нестерова, 1989; Матвеев и др., 1997; Федорова, 2005).

Аккумуляция элементов техногенного происхождения в почвенном профиле определяется совокупным влиянием ряда процессов, важнейшими из которых являются поступление веществ с атмосферными осадками и пылью, адсорбция промышленных газов почвой, аккумуляция избыточных количеств элементов в растениях и поступление в почву с опадом, дополнительное

накопление их в подстилке за счет замедленной ее трансформации (Орлов, Орлова, 1966; Илькун, 1978; Матвеев и др., 1997; Кулагин и др., 2010). На характер перераспределения ТМ в профиле почв оказывает влияние комплекс почвенных факторов: гранулометрический состав почв, реакция среды, содержание органического вещества, катионообменная способность, наличие геохимических барьеров, водный режим, дренаж (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Ильин, 1991; Ильин, Сысо, 2001).

Практически все физиологические процессы в растении подвержены негативному действию ТМ. Несмотря на это растения способны произрастать и плодоносить на загрязненных ТМ территориях, используя специальные адаптивные механизмы (Власюк и др., 1974; Кулагин, 1974; Илькун, 1978; Тарабрин, 1984; Матвеев и др., 1997; Кулагин, 2002). В этой связи активно исследуются поглощение, транспорт и аккумуляция ТМ в тканях и органах растений, их влияние на основные физиологические процессы (рост, развитие, фотосинтез, водный обмен, минеральное питание), а также механизмы металлоустойчивости растений (Ильин, 1991; Кулагин, 2002; Радостева, 2011; Гиниятуллин, 2012).

Накопленные металлы изменяют катионное равновесие в сторону более низких значений у растений, растущих в районах с более высоким содержанием металлов в окружающей среде, причем антагонистические и синергические взаимодействия между элементами в различных частях растений оказывают определяющее влияние на значение катионного равновесия (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Mengel, Kirby, 2001; Kosiba, Kolon, 2002; Kosiba, 2004). Биохимический механизм толерантности к металлам во многом связан с проявлением антагонизма между элементами. Конкуренция между ионами металлов начинается в процессе поглощения при поступлении в корни растения, когда наблюдается преимущественное поглощение одних элементов и снижение концентрации других, а также в процессе их дальнейшего передвижения в органы растений. К примеру, повышенная концентрация меди в растениях и экстремально высокие ее концентрации в субстрате приводят к снижению

концентраций цинка и марганца в подземных и надземных органах растений. То же относится и к соотношению Fe:Mn в тканях растений при экологическом мониторинге техногенного загрязнения. Антагонизмом между ионами железа и марганца, железа и цинка, цинка и меди объясняется явление снижения содержания цинка и марганца в ассимилирующих тканях растений в условиях загрязнения металлургических заводов. Для характеристики накопления химических элементов растениями часто используют коэффициенты, равные отношению концентраций металлов в системе «почва-корень» и «корень-лист»: по мере возрастания концентраций Cu, Pb, Cd в почвах коэффициенты накопления этих металлов в растениях снижаются, что рассматривается как один из механизмов, защищающих их от повышенных уровней токсикантов (Барбер, 1988; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Фуксман и др., 1998; Клепикова и др., 2002; Черненькова, 2004).

Современные фитоценозы характеризуются круговоротом металлов, поступающих из многообразных техногенных источников. Это металлургические предприятия, горнодобывающая промышленность, автотранспорт, химические удобрения и т.д. Данным вопросам посвящено значительное количество отечественных и зарубежных исследований.

### ***Промышленные зоны.***

Исследования в условиях полиметаллического загрязнения в Стерлитамакском промышленном центре (Республика Башкортостан) показали, что в условиях контроля содержание всех исследованных ТМ в почве не превышает ПДК, однако в условиях сильного загрязнения их концентрация значительно возрастает, что приводит к многократному превышению ПДК таких элементов, как Cd, Zn и Fe. При такой значительной концентрации ТМ в почве в условиях загрязнения, концентрация ТМ в хвое и листьях древесных растений также значительно возрастает, однако здесь наблюдается ряд видоспецифических особенностей. Наилучшими барьерными функциями характеризуется береза повислая, так как, несмотря на высокое содержание ТМ в почве, их содержание в листьях не достигает области избыточных концентраций. Тополь бальзамический

характеризуется меньшей способностью препятствовать поступлению ТМ в листья, так как аккумуляция Cd, Zn и Pb незначительно превышает область избыточных концентраций, а содержание Cu и Fe остается в норме. Лиственница Сукачева является гипераккумулятором всех ТМ (кроме Cu), так как накапливает их в количествах в 1,5-2 раза превышающих область избыточных концентраций, а Cd – в 7 раз (Кулагин и др., 2010).

Основным источником техногенного загрязнения окружающей среды г. Мончегорск является крупнейший в Европе комбинат цветной металлургии «Североникель», от которого в атмосферу поступают металлы в виде сульфидов, не полностью окисленных сульфидов, окисей и закисей, а также пыль, содержащая тяжелые цветные металлы (никель, медь, кобальт). Показано, что по мере старения химический состав хвои изменяется, а в процессе деградиционной сукцессии концентрации металлов в хвое изменяются нелинейно: на стадии интенсивной дефолиации наблюдается увеличение концентраций Ca и Mg и снижение K и Al; на последующих стадиях обнаруживается обеднение хвои Ca, Mg, Mn и Zn и обогащение K (Сухарева, Лукина, 2004).

Проведены исследования экологических реакций листьев *Tilia cordata* Mill. по отношению к промышленному загрязнению на юго-западе Польши на территории провинции Нижняя Силезия, которая подвергается выбросам от различных пылегазовых загрязнений (Al, B, Be, Cd, Cr, Cu, Ge, Mn, Ni, Pb, Zn) от точечных источников (выбросы медной, угольной промышленности и предприятий энергетики), в основном расположенных в «Черном треугольнике» Богатыня – Чехия – Германия (Легница-Глоговский медный район). Показано, что количество выпадающей пыли соответствует нормативам только на контрольных участках, но превышает ПДК в два-четыре раза по мере приближения к источникам загрязнения (до 854 г/м<sup>2</sup> в год). Согласно корреляционному анализу, концентрации Al, Be, Ge и Pb в почвах напрямую зависят от количества выпадающей пыли, отношения являются положительными и статистически значимыми. Кроме того, места высокого выпадения пыли и высокого содержания элементов в почве соответствуют высокому содержанию

этих элементов в листьях: за исключением Mn, концентрация металлов в почвах положительно и статистически значимо влияет на содержание этих же элементов в листьях. Модель катионного равновесия в листьях липы была проанализирована по отношению к Al, B, Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn и Na. Показано, что величина катионного равновесия в листьях растений из не загрязненных и умеренно загрязненных областей близка к константе ( $const.=12.515$ ), но с усилением загрязнения значительно возрастает и приобретает широкий диапазон – 13,43-13,93 (Kosiba, 2008).

Оценено содержание Cd и Cr в листьях 17 видов деревьев (*Populus alba*, *Acer mono*, *Populus tomentosa*, *Ligustrum quihoui*, *Ligustrum lucidum*, *Purple-leaf plum*, *Buxus megistophylla*, *Koelreuteria paniculata*, *Platanus acerifolia*, *Ailanthus altissima*, *Broussonetia papyrifera*, *Fraxinus*, *Sophora japonica*, *Photinia serrulata*, *Pittosporum tobira*, *Yucca gloriosa*, *Buxussinica*) в промышленной зоне города Синьсянь (Китай) и в контроле. Показано, что содержание металлов в листьях одного и того же вида дерева в загрязненной зоне превышает их содержание в чистой зоне; осенью их концентрация больше, чем весной; содержание Cr всегда больше, чем Cd (Bing et al., 2015).

Результаты анализа почв в промышленных зонах Гебзе и Диловаси (г. Гебзе, Турция) показывают, что почвы характеризуются загрязнением высокими концентрациями Cd, As, Pb, Zn, Mn, Cu, Cr и Hg (в количествах 0,05-176; 1,5-65,6; 17,07-8469; 29,5-10000; 1,96-10000; 7,87-725; 10-1161; 9-2721 мкг/кг соответственно). Применение факторного, кластерного и корреляционного анализа показало, что загрязнение почвы тяжелыми металлами происходит в результате промышленной деятельности (от предприятий по производству краски, пластика, металла, текстиля, деревообработки, электроники, автомобильной промышленности, продуктов питания, косметики, упаковки, оборудования и химикатов) и интенсивного автотрафика (Yaylalı-Abanuz, 2011).

В провинции Гуандун (Южный Китай) на трех промышленных площадках, где преобладают нефтехимические, керамические производства и заводы по выплавке стали, определено содержание тяжелых металлов (Cu, Cd, Pb, Zn, Cr, Ni

и Со) и полициклических ароматических углеводородов (ПАУ) в непромытой и промытой хвое текущего и предыдущего года сосны Массона (*Pinus massoniana* L.). Непромытая и промытая хвоя предыдущего года показали более высокие концентрации тяжелых металлов и ПАУ по сравнению с контролем, чем хвоя текущего года, хотя промытая хвоя более четко указывает на эффект накопления ПАУ в течение времени воздействия. Промывка водой приводит к значительному снижению концентраций ПАУ с более выраженным эффектом в хвое текущего года. Напротив, на концентрации в хвое тяжелых металлов промывание повлияло гораздо меньше. Хотя тяжелые металлы и ПАУ могут различаться в стратегиях адсорбции и поглощения, их более высокие концентрации в хвое деревьев на промышленных объектах указывают на значительное загрязнение в результате промышленных выбросов (Sun et al., 2010).

#### ***Горнодобывающая промышленность и техногенные аварии.***

Исследования в Республике Башкортостан отвалов вскрышных пород Кумертауского бурогоугольного разреза (КБР) и Учалинского горно-обогатительного комбината (УГОК) после их лесной рекультивации с использованием сосны и березы показали, что содержание ТМ в почвогрунтах КБР находится в норме и не превышает ПДК, а в почвогрунтах УГОК наблюдается незначительное превышение ПДК по Cu, Zn и Pb, и только в древостоях березы повислой. Сопоставление содержания ТМ в отвалах с контролем показало, что в целом в почвогрунтах происходит незначительное увеличение концентрации ТМ относительно контроля, а в ряде случаев даже наблюдается обратная картина – уменьшение концентрации ТМ в почвогрунтах относительно контроля. При таком содержании ТМ в почве, их накопление в хвое и листьях не превышает область избыточных концентраций (исключение составляет только Cd в листьях березы в УГОК – превышение в 1,7 раз) (Радостева, 2011).

Авария на шахте Азнальколлар (Испания, 1998 г.) вызвала разлив чрезмерного объема отходов, депонированных в плотине. Разлив шириной 300 м и протяженностью 40 км прошел вдоль долин рек Агрио и Гуадимар. На начальной стадии аллювиальные почвы на большую глубину были загрязнены Ag,

As, Au, Bi, Cd, Cu, Hg, Pb, Sb, Tl, и Zn в концентрациях, в разы превышающих ПДК. После удаления ила и восстановления почвы проведено облесение (дуб (*Quercus ilex* subsp. *ballota*), олива (*Olea europaea* var. *sylvestris*), тополь (*Populus alba* L.) и др.) и посадка кустарников. Показано значительное накопление металлов в листьях древесных растений в первые годы после облесения и существенное снижение их концентрации в течение последующих лет. Через 12 лет концентрации As и Pb в листьях тополя значительно снизились, а в почве эти элементы были ниже предела обнаружения; в то же время концентрации Cd и Zn с течением времени существенно не снизились. Обнаружена транслокация и накопление Cd и Zn в плодовых сережках тополя, причем коэффициент переноса Cd значительно больше, чем Zn. Указывается, что засуха и солнечная радиация являются более значимыми факторами для древесных растений, чем гипераккумуляция металлов в листьях, древесине и корнях. Кустарники демонстрируют значительно большую толерантность к металлам, чем деревья (Madejón, et al., 2013, 2018).

#### ***Автотранспорт и городская среда.***

Анализ содержания Pb, Cd, Zn и Cu в придорожных почвах шоссе Вукари-Джалинго, штат Тараба (Нигерия) показал завышенные концентрации этих металлов на всех участках отбора проб, которые составляли соответственно 89,6-247,0, 0,15-5,3, 26,8-163,0 и 7,1-61,2 мг/кг. Такие показатели, как фактор загрязнения и индекс нагрузки загрязнения свидетельствуют об экстремальном загрязнении почв, значительно превышающем контрольные условия. Анализ ранговой корреляции Спирмана показал сильные корреляции между металлами и источником – автомобильными выбросами (Achadul et al., 2015). Аналогичные исследования в Огбомосо (Юго-Западная Нигерия) выявили высокие коэффициенты загрязнения и индекс загрязнения почв на отдельных участках вдоль крупной дороги, а также завышение концентрации металлов в почве (Pb, Cd, Cr, Zn, Mn, Cu, Ni) по сравнению с контрольным участком. Показана значительная корреляция между металлами Pb, Cr и Ni и среднесуточным объемом движения (Yekeen, Onifade, 2012).

На двух участках дороги (с пониженной и повышенной плотностью трафика) Краков-Закопане (Польша) на удалении 5, 10, 50 и 100 м от дороги оценено накопление Cd, Cr, Cu, Ni, Pb, Zn в листьях одуванчика (*Taraxacum officinale* F.H. Wigg.) и в хвое ели (*Picea abies* (L.) H. Karst). Концентрации металлов у обоих видов растений уменьшались с увеличением расстояния от дороги и с уменьшением плотности движения. Одуванчик аккумулирует в 1,5; 1,1; 3; 1,6; 7,3 и 2 раза больше Cr, Ni, Cu, Zn, Cd и Pb, чем ель, и считается лучшим фитоиндикатором загрязнения дорожного движения (Korzeniowska et al., 2014).

Оценено содержание тяжелых металлов (Cu, Pb, Zn, Mn, Cd и Cr) и общее загрязнение нефтяными углеводородами поверхности почв на сельскохозяйственных полях в непосредственной близости от трех основных автомагистралей Пудучерри (Индия) и авторемонтных мастерских. Почвы вблизи авторемонтных мастерских загрязнены металлами и углеводородами значительно сильнее (от «умеренно» до «значительно»), чем почвы сельскохозяйственных полей. Общая концентрация нефтяных углеводородов дает сильную положительную корреляцию с Zn ( $r = 0,811$ ), Cu ( $r = 0,761$ ); Pb ( $r = 0,642$ ), Mn ( $r = 0,571$ ), Cr ( $r = 0,530$ ) и сильную отрицательную с Cd ( $r = -0,765$ ) (Khan, Kathi, 2014).

Определение концентраций Cd, Cr, Cu, Ni, Pb в листьях деревьев, собранных из 13 районах бассейна Аттики и городе Афины (Греция), подверженных интенсивной эмиссии поллютантов от автомобильного трафика и промышленного производства, выявило, что наиболее поврежденными оказались районы вблизи центра города и в окрестностях шоссе Аттика, а среднее содержание тяжелых металлов в листьях деревьев располагается в порядке убывания: Cu > Pb > Ni > Cr > Cd. Показана важная роль геоморфологии рельефа района и направлений ветра в рассеивании летучих частиц от источников загрязнения в окрестности. В листьях *Citrus aurantium* обнаружены высокие концентрации Cr, Cu и Ni, в хвое *Pinus brutia* – Cd и Pb, а *Olea europaea* меньше всех накапливает металлы (Sawidis et al., 2012).

Листья, кора и почва в древостоях *Populus x canadensis* Moench протестированы в качестве возможного биоиндикатора загрязнения Pb, Cd, Fe, Cu



и Zn на 23 площадках с различной плотностью трафика в Среднем Причерноморье штата Жиле-Токат (Турция). Концентрации этих элементов в листьях колебались в пределах 14,5-40,0; 0,5-1,5; 135-486; 5,0-14,0; 43-246 частей на миллион, в коре – 15,5-36,5; 1,5-2,0; 39-575; 5,0-14,0; 40,0-1468 частей на миллион, в почве – 1,0-4,1; 0,2; 0,6-1,8; 0,1-0,9; 0,1-1,9 частей на миллион соответственно. Между плотностью автомобильного трафика и концентрациями элементов обнаружены очень слабые корреляционные связи: в листьях – положительная для Pb, Fe, Cu, но отрицательная для Cd и Zn; в коре – положительная для Pb, но отрицательная для Cd, Fe, Cu, Zn; в почве – положительная для Pb, Fe, Cu, Zn, однако для Cd зависимости не наблюдалось (Celik et al., 2010). На 28 точках, распределенных на 5 участках с различной интенсивностью движения в городе Зонгулдак (Турция) исследовано содержание микроэлементов (Al, B, Ba, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Li, Mg, Mn, Ni, Pb, Sr, V, Zn, S) в листьях деревьев *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner, *Platanus orientalis* L., *Salix babylonica* L. По сравнению с контролем наибольшие концентрации элементов обнаружены вдоль автомагистралей, меньше в городских кварталах. Концентрации микроэлементов в листьях древесных пород распределены по-разному, но наиболее общий ряд снижения: S>Mg>Fe>Sr>Zn>Ba>Al>Cu>Pb>Co>Cd. Между концентрациями изученных элементов выявлены очень сильные ( $r = 0,81-1,00$ ) положительные корреляционные связи (Kaplan et al., 2009).

Исследования в центральных парках Лондона по мере удаления от сильно загруженных автомагистралей показали, что в почве снижение концентрации металлов (Cd, Cr, Cu, Fe, Ni, Pb и Zn) является более резким в пределах 10-12 м от дороги и более постепенным в пределах 12-50 м, а в воздухе их концентрации остаются повышенными приблизительно в пределах 25 м от дороги. У березы, клена и кипариса концентрации этих металлов в листьях в парках повышены по сравнению с контрольным сельским участком, однако расстояние от дороги влияет на концентрации только в листьях березы. Кроме того, в листьях березы наблюдаются более высокие концентрации этих металлов по сравнению с

кипарисом и кленом (Peachey et al., 2009).

Исследования городского дерева *Ligustrum lucidum* в г. Мехико (Мексика) на участках с высоким (центр города) и низким (к югу от города) уровнями загрязнения показали существенное увеличение концентраций тяжелых металлов Pb, Cd, Cr, Cu, Mn, Fe и Zn в загрязненных условиях у неотмытых листьев, и отсутствие существенных различий у отмытых листьев, но при этом обнаружена более низкая устьичная плотность в условиях загрязнения, что позволяет снижать ассимиляцию загрязняющих веществ (García-Sánchez et al., 2019).

Оценка концентрации тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb и Cd) в листьях и хвое травянистых, кустарниковых и древесных видов растений из семи различных мест г. Шанхая (Китай) по трансекте от пригорода до центра города позволила распределить виды по способности к накоплению металлов: самое высокое содержание Cu обнаружено у *Nerium indicum* и *Platanus acerifolia*, Zn – у *Pittosporum tobira*, Pb и Cd – у *Cedrus deodara*, а самое низкое содержание металлов обнаружено у *Ginkgo biloba*. Однако *Magnolia grandiflora* имеет самый высокий индекс накопления металлов (4,27), а *Cedrus deodara* – самый низкий (1,53). Анализ скорости адсорбции тяжелых металлов показал, что *Nerium indicum* интенсивнее захватывает Cu и Zn, *Magnolia grandiflora* – Pb и Cd, а у *Cedrus deodara* самые низкие значения этого показателя для Cu, Zn, Pb и Cd. Выявлено, что Cu, Zn, Pb и Cd в хвое накапливается преимущественно из почвы, а в листьях преимущественно осаждением из атмосферы (Lianga et al., 2017).

Сравнительное исследование концентрации Cr, Cu, Fe и Pb в листьях и коре *Platanus orientalis* L. и *Pinus nigra* Arn. в загрязненных и не загрязненных районах трех европейских городов показало самые высокие концентрации в Белграде, за которым следуют Салоники и Зальцбург. В коре обнаружено более высокое накопление тяжелых металлов по сравнению с листьями, при этом кора сосны аккумулирует более высокие концентрации металлов по сравнению с платаном, поэтому более эффективна для биоиндикации загрязнения городов (Sawidis et al., 2011).

Листья деревьев *Aesculus hippocastanum* и *Tilia spp.* в городской зоне

Белграда (Сербия) были изучены в качестве биоиндикаторов микроэлементов (V, Cr, Fe, Ni, Cu, Zn, As, Cd и Pb) загрязнения воздуха. Морфологический и химический состав показали, что наиболее распространенными частицами являются сажа и пыль с незначительным содержанием Pb, Zn, Ni, V, Cd, Ti, As и Cu. Листья *A. hippocastanum* показали значительно более высокую концентрацию элементов и большую последовательность в тренде накопления элементов в течение вегетационного сезона, чем *Tilia spp.*, поэтому его можно рассматривать как более подходящий вид для оценки загрязнения атмосферы, особенно Pb и Cu, которые коррелируют с данными осаждения сажи и пыли (Tomašević, Aničić, 2010).

### ***Значение ТМ для растений.***

Растения могут накапливать микроэлементы, особенно ТМ, в тканях или на их поверхности вследствие больших возможностей адаптации к изменениям химических свойств окружающей среды. Поэтому растения являются промежуточным резервуаром, через который ТМ переходят из почв, воздуха и воды в животных и человека. Хотя растения быстро адаптируются к химическим стрессам, они чувствительны к токсическим концентрациям ТМ, которые для каждого растения являются индивидуальными. Оценка токсичных концентраций и действия микроэлементов на растения сложна, т.к. зависит от множества факторов. Кроме того, многие растения могут являться гипераккумуляторами тех или иных элементов без значительного вреда для себя. В целом растения более устойчивы к повышенным, нежели к пониженным концентрациям элементов (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

В естественных условиях ТМ как правило находятся в недоступной растениям форме, но в антропогенно загрязненных почвах 30-60% их становятся доступными, причем металлы антропогенного происхождения более фитодоступны, чем естественного происхождения. Растения могут препятствовать проникновению ТМ, например регуляцией корневых выделений, способствующих меньшему поступлению ТМ в корень, дыханием корней, удлинением корней, снижением поглощения воды и микробной активности в ризосфере (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Singh, Steinnes, 1994).

Zn и Cd, являясь практически полными химическими аналогами, всегда находятся в ассоциации друг с другом и являются антагонистами: Cd в высоких концентрациях подавляет активность Zn или заменяет его и наоборот (Ахметов, 1975; Baker et al., 1990). Антропогенные источники Zn и Cd – предприятия металлургии, добыча ископаемых, отопительные предприятия, транспорт, сточные воды и атмосферные выбросы предприятий, сельское хозяйство (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

Zn – необходимый микроэлемент для растений, является компонентом более 300 ферментов, играет решающую роль в метаболизме ДНК и РНК. Его недостаток нарушает структуру и функции клеточных мембран, рост и развитие растений. Избыток Zn подавляет транспорт магния в молекулу хлорофилла (редукция фотосинтеза). Нормальное содержание Zn в растениях 10-300, а токсическое – более 400-500 мг/кг сухого вещества (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Ильин, 1991; Brown et al., 1993; Vallee, Falchuk, 1993; Marshner, 1993).

Cd – весьма токсичный элемент, хотя и сходен с Zn по химическим свойствами. Ионы Cd нарушают транскрипцию ДНК, подавляет общий фотосинтез и фиксацию CO<sub>2</sub>, снижает уровень содержания хлорофилла и каротиноидов, задерживает отток фотоассимилятов из листьев. Добавление Zn восстанавливает фотосинтетическую активность и восстанавливает уровни содержания пигментов, восстанавливает отток фотоассимилятов. Наибольшее накопление Cd наблюдается в корнях, т.к. стенки клеток корня связывают его и ограничивают передвижение в побег. В листьях он локализуется главным образом в эпидермальных клетках, меньше всего – в столбчатой и губчатой тканях листа. Нормальное содержание Cd в растениях 0,05-0,6, а токсическое – более 1,0 мг/кг сухого вещества (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Мельничук, 1990).

Fe для растений является очень важным элементом. Концентрируется главным образом в мембранах хлоропластов, участвует в образовании хлорофилла и в переносе электронов при фотосинтезе, восстановлении нитритов и сульфатов. Максимальное накопление Fe у древесных пород отмечается в коре и ветвях, меньше в листьях, корнях и стволе. Почвы с дефицитом Fe встречаются

довольно часто, но в основном в аридных районах, в гумидной климатической зоне дефицит Fe в почве маловероятен, а его избыток связан с антропогенной деятельностью – кислотные дожди, подкисляющие удобрения, избыточное поступление органических веществ. Избыточное количество Mn, Cu, Zn, P, высокая кислотность почв нарушают поступление Fe в растения и перенос его от корней к разным органам, что вызывает дефицит Fe, проявляющийся, как правило, в уменьшении хлорофилла и как следствие – в межжилковом хлорозе молодых листьев. Токсическое действие Fe проявляется в образовании на листьях некротических пятен. Нормальное содержание Fe в растениях 20-300, а токсическое – 750 и более мг/кг сухого вещества (Власюк и др., 1974; Зонн, 1982; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Robson, Pitman, 1983).

Основными источниками загрязнения Cu являются предприятия цветной металлургии, транспорт, сжигание углеводородного топлива, но наибольшее поступление Cu в почву дает сельское хозяйство за счет медьсодержащих удобрений, химикатов. Cu концентрируется главным образом в корнях растений (связывается клеточными стенками), откуда постепенно с ксилемным соком передвигается в остальные органы. В растениях находится в комплексных соединениях с органическими веществами и протеинами, входит в состав ферментов и клеточных стенок, участвует в регуляции фотосинтеза, дыхания, проницаемости сосудов ксилемы для воды, перераспределении углеводов, восстановлении и фиксации азота, контролирует образование ДНК и РНК, влияет на устойчивость растений к заболеваниям. Извлечение Cu ничтожно мало по сравнению с его содержанием в почве, однако избыток ее в почве ведет к повреждению тканей корней и уменьшению проницаемости их мембран, развитию хлороза за счет переокисления липидов в мембранах хлоропластов и подавления переноса электронов при фотосинтезе, а при недостатке на кончиках листьев исчезает хлорофилл вследствие снижения энергии фотосинтеза, они белеют, засыхают и свертываются. В целом Cu повышает устойчивость растений против неблагоприятных условий среды и болезней. Нормальное содержание Cu в растениях 5-30, а токсическое – 20-100 мг/кг сухого вещества (Островская, 1961;

Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

Pb как для растений, так и для человека, является токсичным ТМ. Несмотря на то, что он является самым малоподвижным по сравнению с другими ТМ, его подвижность может повышаться за счет взаимодействия с другими элементами материнских пород, например Mn, Fe, Al, Ca. Основные источники загрязнения Pb – добыча цветных металлов, металлообрабатывающая промышленность, сельское хозяйство и садоводство, сточные воды. Какая-либо особая роль Pb в растениях не выявлена, но считается, что если он и необходим растениям, то концентрация на уровне 2-6 мг/кг сухого вещества достаточна. Стимулирующее действие на растения оказывают только некоторые соли Pb в низких концентрациях, токсическое же действие его проявляется в нарушении дыхания, фотосинтеза (нарушение реакции переноса электронов), функций мембран, митоза и поглощения воды, хотя симптомы свинцового токсикоза у растений не специфичны. Корни растений способны поглощать его в большом количестве, причем чем больше концентрация Pb в почве – тем интенсивнее поглощение. Основная масса поглощенного Pb остается в корнях и только 3% перемещается в стебель. Переносимый по воздуху Pb также легко поглощается растениями через листья. Нормальное содержание Pb в растениях 0,1-10, а токсическое – 10 и более мг/кг сухого вещества (Никифорова, 1975; Гармаш, 1982; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Baker, Chesin, 1975).

#### **1.6. Влияние техногенеза, абиотических и биотических факторов на дендрохронологические параметры древесных растений**

Радиальный прирост стволовой древесины лесобразующих древесных растений – интегральный показатель, в формировании которого участвуют генотип каждого конкретного растения и комплекс факторов внешней среды. При этом ни индивидуальные генетические особенности, ни отдельные экологические факторы, за исключением катастрофических событий, не определяют полностью реально наблюдаемую изменчивость радиального прироста (Комин, 1970; Ловелиус, 1979; Антанайтис, Загреев, 1981; Алексеев, 1990; Шиятов, Мазепа, 1992). Основными климатическими показателями, оказывающими влияние на

прирост, являются температура, осадки и периоды солнечной активности. Быстрое развитие промышленности вызывает загрязнение окружающей среды, а в связи с этим и снижение продуктивности лесных фитоценозов. При проведении дендрохронологических исследований в условиях техногенеза многие авторы указывают на отрицательное влияние поллютантов на радиальный прирост древесных растений. При этом отмечается эффективность использования дендрохронологических методов при биоиндикации состояния древостоев. Деревья на различных этапах онтогенеза характеризуются различной степенью интенсивности роста, а годичный прирост отражает влияние комплекса факторов среды и степень адаптации растений к изменениям окружающей среды. На сегодняшний день имеется множество подходов к оценке влияния техногенеза на радиальный прирост: используются не только различные статистические методы оценки изменения ширины годичного прироста в ответ на загрязнение, но также определяется содержание металлов и других химических элементов, а также радиоактивных изотопов, в отдельных древесных кольцах в привязке к конкретному источнику загрязнения (Битвинскас, 1974; Ваганов, Терсков, 1978; Пастернак и др., 1985; Ваганов, Шашкин, 2000; Киселев и др., 2010; Innes, 1989; Ferretti et al., 2002; McLaughlin et al., 2002; Danek, 2007; Elling et al., 2009; Malik et al., 2012; Duszyński, 2014).

Анализ отечественных публикаций показывает неоднозначное влияние загрязнения на радиальный прирост деревьев. Так установлено, что в ельниках и сосняках до начала работы никелевого завода максимумы прироста были связаны с повышением температуры воздуха, минимумы – с ее понижением, а с началом действия заводов прирост уменьшился на 40-60% в ельниках и 30-50% в сосняках (Стравинскене, 1987). У лиственницы Гмелина с началом работы металлургического комбината прирост уменьшился на 49% (Демьянов и др., 1996). В промзоне г. Воронежа вблизи заводов синтетического каучука, горно-обогатительного оборудования и ТЭЦ обнаружено не только снижение радиального прироста сосняков, но и нарушение его цикличности в многолетней динамике (Таранков, Матвеев, 1994). Указывается, что достаточно сильные

внешние воздействия могут ускорить или замедлить у древесных видов переход от одного этапа онтогенеза к следующему (Николаева, Савчук, 2009). В то же время в ряде случаев указывается на увеличение радиального прироста ствольной древесины в условиях повышенного загрязнения (Пастернак и др., 1985; Алексеев, 1990; Осаму и др., 1992; Горячев, Карасева, 1999; Чжан и др., 2013), иногда на короткий отрезок времени (Стравинскене, 1987; Чжан и др., 2013; Аминева и др., 2014). Также показано, что на фоне существенного снижения атмосферных выбросов в районе предприятия азотных и комплексных удобрений прирост сосны значительно увеличивается (Борисова, 2009).

В отношении лиственных древесных пород количество исследований влияния техногенеза на прирост значительно уступает хвойным породам. Основная масса источников описывает результаты дендроклиматических исследований, используя в качестве объекта дуб в силу его долговечности и четкой просматриваемости годичных колец на срезе. Указывается, что в естественных условиях прирост дуба сильно уменьшается после холодных зим, если сразу же наблюдаются инвазии шелкопряда, а в антропогенных условиях прирост и без инвазий всегда реагирует на холодные зимы (Кучеров, 1996; Кучеров, Мулдашев, 2011). Радиоактивное загрязнение оказывает специфическое воздействие на прирост дуба: в год аварии на Чернобыльской атомной станции наблюдается резкая депрессия прироста, но во все последующие поставарийные годы значительная его стимуляция (за счет прироста поздней древесины), причем для старых деревьев этот эффект кратковременен, а для молодых продолжителен (Щетинкин, Щетинкина, 2014). В условиях промышленных центров городов Кемерово, Красноярска и Липецка отмечено угнетение прироста березы, причем в Красноярске указывается на долгую адаптацию деревьев к техногенезу и быстрое старение, а в Кемерово, несмотря на сильную отрицательную корреляцию прироста с уровнями загрязнения, прирост березы подвержен угнетению значительно меньше, чем у сосны (Неверова, 2002; Зайцев, Логвинов, 2018; Кладько, Бенькова, 2018). В отношении липы кроме исследований, проведенных в лаборатории лесоведения Уфимского Института биологии УФИЦ РАН, других



источников обнаружить не удалось. Основной причиной отказа от липы для проведения дендрохронологических исследований является сильная поражаемость стволов ядровой древесной гнилью.

Анализ зарубежных публикаций показывает однозначное уменьшение величины радиального прироста древесных видов в ответ на промышленное загрязнение, восстановление прироста после снижения объемов выбросов загрязняющих веществ, зависимость величины прироста от расстояния между древостоями и источниками эмиссии и от ландшафта местности, а также тесную связь между уменьшением ширины древесных колец и содержанием в кольцах металлов и различных микроэлементов. Оценка прироста сосны Массона (*Pinus massoniana* L.), растущей на загрязненных и незагрязненных местах в дельте Жемчужной реки (южный Китай), показала, что атмосферное загрязнение (SO<sub>2</sub> и кислотные дожди) является основным фактором, способствующим его уменьшению начиная с 1980 г. (особенно после 1990 г.). Представлен прогноз о дальнейшем ухудшении прироста и состояния древостоев в целом (Kuang et al., 2008).

Снижение ширины годичных колец сосны Тунберга (*Pinus thunbergii*) в районе столицы Ульсан (Корея) началось в 1968-1983 годах из-за загрязнения от комплексов тяжелой и нефтехимической промышленности. Влияние газов (SO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>, NO<sub>2</sub>, CO) и суммы взвешенных частиц на величину прироста было незначительно. Оценка содержания тяжелых металлов в годичных кольцах показала, что из всех изученных металлов (Cu, Cr, Pb, Ni, Fe, Zn, Mg, Ca, Mn) самым сильным влиянием на прирост характеризуется свинец в концентрациях более 6 ppm (Song et al., 2009).

В зонах интенсивного (3-10 км) и умеренного (11-20 км) промышленного загрязнения от завода «Ачета» в округе Jonava (Республика Литва) во время начала его работы низкий уровень эмиссии CO, SO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub> и NH<sub>3</sub> стимулировал радиальный прирост сосны обыкновенной на 15-25% и 10% соответственно относительно контроля. Повышение объемов выбросов до 37-40 тысяч тонн в год повлекло снижение прироста в импактных зонах на 40-45% и 15-20% соответственно. Значительное уменьшение объемов эмиссий сразу повлекло

восстановление прироста, и он стал выше, чем в условиях контроля, причем в зоне интенсивного загрязнения он значительно превзошел прирост зоны умеренного загрязнения. Линейная регрессия показывает уменьшение воздействия завода на прирост с увеличением расстояния от источника эмиссии (Stravinskiene et al., 2013).

Показано, что радиальный прирост дуба в г. Терни (Италия) в 1958-2009 гг. уменьшился у деревьев, растущих вблизи сталелитейной фабрики и установки для сжигания отходов, тогда как накопление микроэлементов (Cr, Co, Cu, Pb, Hg, Mo, Ni, Pt, W, U, V, и Zn) в древесных кольцах увеличилось. Особенно ярко эти тенденции проявились в период 80-х и 90-х годов (пик загрязнения), при этом интенсивность сигналов уменьшалась с удалением деревьев от промышленного предприятия (Perone et al., 2018).

Серия статей посвящена оценке радиального прироста древесных видов (сосна, ель, пихта, лиственница) в различных промышленных центрах Польши, где послевоенное интенсивное развитие тяжелой промышленности привело к существенному загрязнению окружающей среды комплексом газообразных загрязнителей (SO<sub>2</sub>, CO, NO<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>S) и твердых примесей, включая металлы (Na, Mg, Fe, Ni, Cu, Zn, Pb). Это привело к резкому сокращению прироста древесных колец (особенно вблизи от источников загрязнения) и накоплению в них металлов в значительных концентрациях, а также к выпадению древесных колец. Давление промышленного загрязнения уменьшило восприимчивость деревьев к экологическим сигналам. Указывается, что ель является самой чувствительной среди исследованных видов, менее чувствительна сосна, лиственница – наименее чувствительная. После введения в начале 1990-х гг. безвредных для окружающей среды технологий, уровни загрязнения воздуха уменьшились и произошло резкое восстановление радиального прироста (Danek, 2007; Wertz, 2012; Sensuła et al., 2015, 2017; Godek et al., 2015; Barniak, Krapiec, 2016; Rutkiewicz, Malik, 2018; Łuszczynska et al., 2018).

Кроме климатических факторов и загрязнения, на прирост оказывают влияние и насекомые. Хвое- и листогрызущие насекомые, объедая хвою и листву

на деревьях, нарушают их нормальный водообмен и ассимиляцию, что ведет к потере прироста и устойчивости. Хвойные насаждения обычно резко снижают прирост под влиянием потери хвои, при повторных объеданиях начинают усыхать и подвергаться нападению стволовых вредителей. Указывается, что объедание до 30% хвои практически не отражается на изменении состояния хвойных деревьев, а повреждение до 60% хвои через один год становится визуально незаметным. Однократное сплошное объедание ослабляет насаждение, но не приводит к гибели. Охвоенность крон восстанавливается за два-три года, а опад немного превышает естественный. При двукратном объедании насаждений с уничтожением 30-60% хвои в первый год и 80-100% во второй начинается процесс распада насаждений. Устойчивость сосны к повреждениям хвоегрызущими вредителями зависит от условий местопроизрастания, состава, возраста, полноты, санитарного состояния насаждений, погодных условий и географического местоположения. Хорошо переносит повреждения лиственница, она обладает высокой регенеративной способностью хвои. Ель и пихта сильнее, чем сосна и лиственница, реагируют на потерю хвои, скорее подвергаются нападению короедов и усыхают (Воронцов, 1978; Трофимова и др., 1979).

Лиственные древостои переносят повреждения листвы насекомыми лучше, чем хвойные, но потери прироста тоже достигают больших размеров, особенно при весеннем питании гусениц. Однократная сильная дефолиация, как правило, не оказывает влияния на состояние насаждений, они легко переносят ее и на следующий год нормально функционируют. При двукратной сильной дефолиации и полной потере листвы ухудшается общее состояние древостоя, у многих деревьев в кронах появляются сухие ветви, на стволах возникают водяные побеги, иногда происходит даже частичное отмирание кроны (преимущественно в дубовых и липовых древостоях). После трехкратной дефолиации начинается отмирание деревьев в насаждении и заселение их стволовыми вредителями. Вред, причиняемый листогрызущими вредителями, зависит от их численности, географического местоположения, состава, возраста и состояния насаждений, неблагоприятных факторов (в первую очередь засушливых летних периодов) и

заключается в снижении прироста, появлении суховершинности, массовом или куртинном отмирании деревьев (Воронцов, 1982). Повреждения листвы дуба вредителями летне-осенней группы почти не затрагивают прирост текущего года и лишь незначительно сказываются на приросте следующего года. Однако 10-летнее повреждение дубовой хохлаткой приводит к потере 40% прироста и усыханию 25-30% древостоя (Иерусалимов, 2006). Показано, что увеличение плотности популяции липовой моли-пестрянки уже при 2 и более минах на лист приводит к статистически значимому снижению радиального прироста липы в республике Удмуртия, однако в Санкт-Петербурге достоверной связи между радиальным приростом и экологической плотностью липовой моли-пестрянки не наблюдается (Ермолаева, Зорина, 2011; Тимофеева, 2015). Деревья березы, вне зависимости от степени дефолиации, снижают величину своего годовичного радиального прироста: слабо дефолиированные на 10-12%, деревья с 50%-ной дефолиацией на 32%, полностью дефолиированные на 43% (Толкач, 2013).

Кроме внешних абиотических и биотических факторов на радиальный прирост древесных растений существенное влияние оказывают внутренние факторы роста и развития. К ним относятся переходы от одного онтогенетического состояния к следующему и периоды обильного плодоношения. Переходы между онтогенетическими состояниями имеют характерные изломы линии логарифма площади прироста, в то время как сами онтогенетические периоды характеризуются сходной динамикой изменения прироста – это этапы с определенной скоростью роста, аппроксимируемые уравнениями прямых (Николаева, Савчук, 2009). Большинство исследователей указывают на отрицательное влияние периодов обильного плодоношения на радиальный прирост как для хвойных, так и для лиственных древесных растений. Например, для бука такое снижение прироста может достигать от 35% до 50%, а для ели от 40% до 49% (Морозов, 1930; Данилов, 1953; Лир и др., 1974). С другой стороны, высказывается мнение об отсутствии положительного или отрицательного влияния обильного плодоношения на прирост (Румянцев, 2001), а также об отсутствии значимых корреляционных отношений между этими явлениями

(Тишин, 2006; Жуков, 2014).

Ряд исследований посвящен выявлению зависимости радиального прироста от солнечной активности, и были получены высокие коэффициенты корреляции между ними, но полной ясности в этом вопросе пока нет (Комин, 1978; Ваганов и др, 1996; Ловелиус и др., 1992). Так, одни исследователи утверждают, что приток солнечной радиации является прямодействующим экологическим фактором, определяющим общий многолетний ход изменчивости радиального прироста хвойных пород в условиях загрязненной и незагрязненной среды (Киселев и др., 2010). Другие утверждают, что на динамику радиального прироста благоприятное воздействие оказывают экологические факторы, обусловленные пониженной солнечной активностью (Таранков и др., 1992). Третьи считают, что зависимость ширины годовых колец от солнечной активности не прослеживается (Васильев, 1999). Показано, что для выявления тесноты связи между приростом (в относительных индексах) и солнечной активностью (в числах Вольфа) недостаточно простого корреляционного анализа, который показывает очень слабую связь ( $r \leq 0,1$ ). Нелинейная связь немного повышает корреляционное отношение ( $r \leq 0,4$ ), и только спектральный анализ цикличности индексов прироста, полученных с применением 11-летней скользящей средней в качестве нормы прироста, выявил наличие хорошо выраженных максимумов мощности (Матвеев, 2005).

Таким образом, в последние десятилетия, помимо реконструкции климатических и биотических изменений, значительно повысился интерес к установлению влияния техногенеза на радиальный прирост древесных видов при помощи дендрохронологических методов исследования.

### **1.7. Влияние техногенеза на корневые системы древесных растений**

Многие исследователи при изучении эколого-биологических особенностей того или иного вида растений в различных условиях произрастания основное внимание уделяют характеристике надземных вегетативных органов, прежде всего – ассимиляционному аппарату. Однако рост, развитие и устойчивость растительного организма зависят также от особенностей корневых систем. Необходимо отметить существенную диспропорцию в степени изученности

надземных и подземных органов древесных растений в условиях промышленного загрязнения в пользу первых. Причем, корневые системы хвойных растений изучены лучше, чем лиственных. Сведения об особенностях строения, развития и функционировании корневых систем древесных растений, наряду с надземной фитомассой, также необходимы для оценки состояния и устойчивости растений в условиях техногенеза и изменяющейся окружающей среды (Красильников, 1950, 1970, 1983; Ильин, 1961; Колесников, 1972; Калинин, 1989; Ярмишко, 1997, 2002; Веселкин, 1999; Зайцев, 2000; Методы ..., 2002; Кулагин, Зайцев 2008; Warnars, Eavis, 1972; Onderdonk, Ketcheson, 1973; Murach, 1984; Persson, Majdi, 1995).

Главные природные факторы, которые оказывают влияние на формирование корневых систем: физико-механические свойства почвы, ее температура, содержание в почве питательных веществ и солей, условия и характер аэрации, уровень залегания грунтовых вод, геоморфологические и климатические условия. В то же время некоторые авторы указывают на отсутствие существенных морфологических изменений в строении корневых систем лиственных пород в зависимости от особенностей рельефа и экспозиции склонов. Наиболее заметные деформации были связаны с выходами на поверхность каменистой материнской горной породы (Ильин, 1961; Орлов, 1967; Калинин, 1983, 1989; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Касатиков, 1992; Voggie, 1977; Malik et al., 1979). Особенности строения и формирования корневых систем древесных растений зависят не только от условий произрастания, но также от генетических особенностей того или иного вида (Панкова, 1954; Рахтеенко, Якушев, 1968; Мамаев, 2000; Persson, Majdi, 1995).

В последние несколько десятилетий все возрастающее влияние на развитие подземных вегетативных органов оказывает техногенез. Промышленное загрязнение оказывает влияние на корневые системы двумя различными способами: прямое воздействие загрязняющих веществ или воздействие на естественную среду обитания корней – почву (Ильин, 1961; Barley, 1963; Warnars, Eavis, 1972; Goodman, Ennos, 1998). Промышленные эксгалаты изменяют, прежде всего, физико-химические свойства почвы, вызывая увеличение ее кислотности

(Baker et al., 1975) или, наоборот, подщелачивание (Nyborg et al., 1975). Нередко в условиях техногенеза имеет место уменьшение содержания в почве минеральных веществ (Paavilainen, 1967; Safford, 1976) и изменение микробиологического состава ризосферы (Newman, Andrews, 1973; Newman, Hart, 2006). Ряд авторов указывают на перспективность сочетания анализа негативного воздействия промышленного загрязнения на корневые системы с гидрологическими особенностями почвы (Орлов, 1967; Pradhan et al., 1973).

Непосредственное влияние токсикантов на корневые системы древесных растений в первую очередь связано с токсичностью загрязнителя. В условиях промышленного загрязнения происходит накопление токсических веществ в почве, что приводит к изменению распределения по глубине массы поглощающих корней (Качинский, 1925; Шалыт, 1960; Веселкин, 1999; Ярмишко, 2002; Murach, 1984; Persson, Majdi, 1995), наблюдаются увеличение массы мертвых корней (Ярмишко, 2002), изменения в микоризообразовании (Еремин, Бойко, 1998; Веселкин, 1999; Gorissen et al., 1991; Wallander, Nylund, 1991; Kahle, 1993; Mauer, Palátová, 2003), изменения в химическом составе корней (Bauch, Schroder, 1982; Bengtsson, 1992; Persson, Majdi, 1995; Carnol et al., 1999). Выявлены видоспецифические реакции корневых систем на условия окислительно-восстановительных процессов в почве. В зависимости от изменения интенсивности роста корней в длину при снижении окислительно-восстановительного потенциала вид может быть охарактеризован как чувствительный или толерантный к данному фактору (Rezeshki, 1991).

Наиболее чувствительными как к естественным, так и антропогенным факторам, являются самые тонкие, поглощающие корни. Экстремальные погодные условия существенно отражаются на состоянии поглощающих корней листовенных пород: в засушливые годы, в отличие от влажных, новообразование сосущих корней происходит в сжатые сроки и синхронно в разных типах леса (Орлов, 1967; Мамаев, 2000). Ряд авторов при изучении сезонных изменений биомассы тонких корней древесных пород установили, что тонкие корни встречаются главным образом в поверхностном минеральном слое почвы

глубиной 0-10 см. Горизонтальное расположение тонких корней на участке исследования не зависит от месторасположения деревьев (Мамаев, 2000; Moir, Batchelard, 1969).

Степень влияния техногенного загрязнения на формирование корневых систем имеет определенную противоречивость имеющихся сведений. Имеются данные об отрицательном влиянии данного фактора на подземные органы растений (Ярмишко, 1987, 1997, 2002; Glavas, Ebben, 1986). В то же время различные изменения корненасыщенности почвы, рассматриваются в качестве видоспецифических адаптивных механизмов компенсации повреждений надземных вегетативных органов под влиянием токсикантов (Зайцев, 2000; Зайцев, Кулагин, 2005; Кулагин, Зайцев 2008; Persson, Majdi, 1995).

Исследованиям корневых систем древесных растений в различных условиях загрязнения посвящена обширная отечественная и зарубежная литература.

Аддитивное действие  $SO_2$  и высоких доз тяжелых металлов усиливает их влияние на корневые системы хвойных древесных видов, что вызывает массовую гибель (до 70-75%) корней всех фракций и диаметров – от самых тонких поглощающих до скелетных корней. У сосны общая масса корней уменьшается в 1,5-3 раза, а физиологически активных корней – в 2-4 раза. При этом все жизнеспособные физиологически активные корни в условиях сильного атмосферного загрязнения «уходят» на большую глубину (1 м и более), чем в контроле (не глубже 0,25-0,3 м). Однако при этом в зоне загрязнения (2-3 км) у сосны наблюдается более интенсивное микоризообразование на корнях (на несколько порядков), чем в контроле (Ярмишко, 1997).

Исследования корневых систем древесных видов в условиях нефтехимического загрязнения Уфимского промышленного центра показали, что у ивы белой наблюдается значительное снижение (в 2 раза) общей корненасыщенности почвы в условиях загрязнения относительно контроля, незначительное и недостоверное снижение массы поглощающих (в 1,3 раза) и полускелетных (в 1,2 раза) корней, но значительное и достоверное снижение массы скелетных корней (в 2,9 раза). При этом в общей корневой массе



происходит перераспределение во фракционном составе в сторону увеличения в условиях загрязнения доли поглощающих (на 24,7%) и полускелетных (на 10%) корней на фоне снижения доли скелетных (на 34,6%) корней (Ахмадуллин, Зайцев, 2013). Напротив, корневые системы клена остролистного характеризуются значительным увеличением как общей корненасыщенности почвы в условиях загрязнения относительно контроля (в 2,9 раза), так и массы поглощающих (в 2,2 раза), полускелетных (в 1,8 раза) и скелетных корней (в 3,4 раза). При этом в общей корневой массе происходит перераспределение во фракционном составе в сторону уменьшения в условиях загрязнения доли поглощающих (на 5,6%) и полускелетных (на 4,4%) корней на фоне увеличения доли скелетных (на 10%) корней (Васильева и др., 2011). Аналогичные исследования лиственницы Сукачева в условиях полиметаллического загрязнения Стерлитамакского промышленного центра показали снижение как общей корненасыщенности почвы в условиях загрязнения относительно контроля (в 1,6 раз), так и массы поглощающих (в 1,4 раза), полускелетных (в 1,8 раза) и скелетных корней (в 3,3 раза). При этом в общей корневой массе происходит перераспределение во фракционном составе в сторону увеличения в условиях загрязнения доли поглощающих корней (на 10,4%) на фоне уменьшения долей полускелетных (на 1,9%) и скелетных (на 8,6%) корней (Кулагин, Зайцев, 2008). Однако, для всех трех случаев характерной особенностью является одинаковое распределение корневых систем по почвенному профилю – в условиях загрязнения наблюдается резкое «подняtie» к верхним почвенным горизонтам уровня максимальной корненасыщенности относительно контроля. Довольно интересным является факт не только снижения корненасыщенности лесной подстилки тонкими проводящими корнями сосны в условиях загрязнения почв тяжелыми металлами, но и полного «избегания» корнями подстилки при максимальном уровне загрязнения (Веселкин, 1999).

В условиях долгосрочного загрязнения воздуха в районе Есеницких гор (Чешская Республика) показано значительное изменение почвенной среды и превышение оптимальных пределов концентрации магния и кальция в 8 и 13 раз

соответственно. Усыхание деревьев норвежской ели в первую очередь связано с уменьшением количества скелетных корней и увеличением углов между ними. Усыхающие деревья имеют в среднем пять скелетных корней с максимальными углами между ними  $173^\circ$ , 93% всех корневых систем сосредоточены в верхнем горизонте почвы до 10,2 см, что свидетельствует о плохой механической стабильности (Albrechtová et al., 2017).

Экспериментально показано, что мелкие корни деревьев *Picea abies* и *Populus tremula* хорошо адаптируются к условиям загрязнения тяжелыми металлами, но их фитостабилизационные возможности очень низки. В загрязненной почве в тонких корнях накапливается тяжелых металлов примерно в 10-20 раз больше, чем в контроле, но способность связывать тяжелые металлы достигает своего максимума уже после первого вегетационного периода. Мелкие корни ели, как правило, накапливают больше тяжелых металлов, чем тополь. Медь и цинк больше накапливаются в стенках клеток эпидермиса, чем в коре, однако накопившиеся в мелких корнях тяжелые металлы составляют всего 0,03-0,2% от их общего количества в почвах (Brunner et al., 2008).

Выявлено значительное увеличение биомассы мелких корней сосны (бореальные хвойные леса юго-западной Финляндии) при удалении от медно-никелевой плавильной установки – от 1 г/м<sup>2</sup> на расстоянии 0,5 км от плавильной установки до 252 и 271 г/м<sup>2</sup> на расстоянии 4 и 8 км соответственно. На самом загрязненном участке (0,5 км) 98% мелких корней являются мертвыми, для участков на расстоянии 4 и 8 км этот показатель составляет всего 13 и 18%. Внесение удобрений и известкование загрязненного участка увеличивают выживаемость мелких корней и снижает концентрации в них Cu и Ni по сравнению с контрольным участком, но не стимулирует рост мелких корней. Существенных различий между участками на расстоянии 4 и 8 км не наблюдалось (Helmisaari et al., 1999).

В опытах с внесением в почву водных растворов солей тяжелых металлов и микроэлементов в умеренной и избыточной концентрациях (Pb, Cd, Zn, Cu, Ni, Mn и Hg) в молодых культурах различных пород деревьев показана, главным

образом, депрессия таких параметров, как удлинение корней, производство биомассы, инициация корней и формирование корневых волосков в зависимости от архитектуры всей корневой системы. Токсичность тяжелых металлов нарушает минеральное питание корней деревьев. Обсуждаются механизмы толерантности (реакция фитохелатина, повышение pH в ризосфере, микоризообразование) в стратегии противодействия металлам (Kahle, 1993).

Лабораторные и полевые эксперименты показали, что кислотные осадки оказывают значительное негативное воздействие на мелкие корни, причем длина корня более чувствительна, чем корневая биомасса. Значительное осаждение азота и повышенное содержание тропосферного озона не оказывают воздействия на количественные параметры корней, однако повышенное содержание CO<sub>2</sub> имеет значительный положительный эффект. Негативный эффект кислотных осадков и положительный эффект повышенного CO<sub>2</sub> увеличивались со временем, следовательно эффекты являются стойкими вопреки другим факторам. Эктомикоризная колонизация является неподходящим параметром для оценки изменения окружающей среды, однако положительно влияет на длину и биомассу тонких корней (Cudlín et al., 2007).

Кислотность почвы связана с увеличением вредных элементов, таких как алюминий, тяжелые металлы и др. Al-токсичность оказывает большее влияние на ель и пихту, чем на другие хвойные породы. Алюминий накапливается предпочтительно в корневых кончиках, где он влияет на деление и удлинение клеток, скорость удлинения корня, минеральное питание путем ингибирования поступления Ca и K. Каллеза в корнях ели рассматривается как один из отличительных симптомов Al-токсичности. Скорость удлинения корня и образование каллезы могут быть использованы в качестве индикаторов повреждения Al. Корневые системы ели, подверженные повышенному осаждению азота и повышенной кислотности почвы, проявляют тенденцию к снижению роста мелких корней, понижению отношения живых мелких корней к мертвым, нарушению порядка разветвления, возникновению точек отмирания корня и уменьшению микорризации. Однако уменьшение осаждения азота и серы обычно

приводит к стабилизации и постепенному восстановлению мелких корней. Уровень интенсивности роста длинных корней является мерой жизнеспособности корневой системы. Пропорция между корневыми кончиками длинных корней и другими корневыми параметрами (например, корневыми кончиками коротких корней, длина корня) указывает на периоды существенного разрастания корня. Снижение данных параметров может быть показателем ограниченного снабжения водой или питательными веществами и токсичностью почвенных условий. Формирование побочных корней (корней, сформированных в нарушенной последовательности с потерей корневых порядков) проявляется в неблагоприятных условиях окружающей среды, например, засуха, инфекции, подкисление почвы. Побочные корни возникают от первичного корня, в основном из раневого каллуса, камбиальной ткани или паренхимной ткани флоэмы (Puhe, 2003).

Присутствие Cd в ризосфере ингибирует удлинение корня и влияет на его анатомию. Наличие Cd в ризосфере в концентрациях, которые не вызывают значительного некроза, стимулируют увеличение диаметра корня. Например, корни ивы и тополя, выращенных в среде, содержащей Cd, короче и толще, чем у растений, выращенных в среде, не содержащей Cd, что объясняется увеличением размера паренхимных клеток. Клоны ивы, характеризующиеся высокой толерантностью к Cd, имеют большую долю эпидермальной и эндодермальной тканей, чем клоны, чувствительные к Cd, которые имеют большую долю тканей центрального цилиндра (Lux et al., 2004; Lux et al., 2011).

### **1.8. Влияние техногенеза на жизненное состояние деревьев и древостоев**

Жизненное состояние 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 биохимическое явление, затрагивающее в первую очередь метаболические и физиологические процессы. Степень поврежденности растения определяется, прежде всего, двумя факторами – концентрацией токсичного вещества и длительностью его воздействия (Ковальский, 1974; Курбатова и др., 2004). В настоящее время

имеются разнообразные методы, позволяющие сделать вывод о состоянии деревьев либо отдельных его частей в условиях городской среды (Антипов, 1957, 1979; Кулагин, 1965; Коловский, 1968; Илькун, 1971; Рутковский, 1973; Илькун, 1978; Алексеев, 1989, 1990; Полевой, 1991; Бурда, 1996; Авдеева и др., 1997; Николаевский, 1998; Гришко и др., 2002; Методы изучения..., 2002). Из всех методик наиболее удачными, как в теоретическом, так и в прикладном отношении, представляются те, которые основаны на визуальной оценке различных диагностических признаков жизненного состояния дерева. Существуют часто применяемые шкалы оценки, позволяющие оценить жизненное состояние деревьев и насаждений по внешним признакам (Илькун, 1978; Алексеев, 1990; Николаевский, 1998; Методы ..., 2002).

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 (Методы ..., 2002).

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: без признаков ослабления; ослабленные с долей усыхания ветвей менее 25%; среднеослабленные с долей усыхания ветвей от 25 до 50%; сильно ослабленные с долей усыхания ветвей от 50 до 75%; сухостой текущего года; сухостой прошлых лет; ветровал; бурелом (Алексеев, 1990).

Широко распространена шкала В.С. Николаевского (1999), согласно которой жизненное состояние 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 облиствленности (охвоенности) крон, количество живых (без некрозов)

листьев в кронах, среднее количество живой площади листа. В итоге жизненное состояние дерева может быть охарактеризовано как хорошее, удовлетворительное, неудовлетворительное и усыхающее.

Методика В.А. Алексеева с соавторами (1990) основана на процентной оценке таких признаков каждого дерева, как густота кроны, очищаемость ствола от сучьев и степень повреждения листьев (хлорозы, некрозы, объедания, повреждения фитопатогенами и т. д.). Насаждение может быть классифицировано как здоровое, ослабленное, сильно ослабленное, отмирающее либо сухостой.

В то же время визуальные методы оценки имеют и свои очевидные недостатки. Главнейшим из них является так называемый относительный характер полученных результатов. Поэтому при описании жизненного состояния отдельного дерева или древостоя методами визуальной оценки к словосочетанию «жизненное состояние» обязательно необходимо прибавлять слово «относительное». При выборе методики оценки жизненного состояния необходимо учитывать, что растения, произрастая 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 жизненного состояния методики большинство авторов указывает на ту или иную степень дигрессии насаждений в условиях урбанизированной техногенной среды (Кулагин, 1965; Тарабрин и др., 1970; Илькун, 1971; Горышина, 1991; Власенко и др., 1995; Николаевский, 1998; Неверова, Колмогорова, 2002; Сарбаева, 2005; Турмухаметова, 2005; Бухарина, 2007).

Наиболее чувствительным и, как следствие, экологически информативным органом растительного организма является лист, больше, чем какой бы то ни было другой орган, отражающий влияние изменчивых условий окружающей среды (Гетко, 1989; Горышина, 1991; Неверова, 1999; Неверова, Колмогорова, 2003; Косоп, 1990). 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 (Оскворидзе, 1975; Горышина, 1991; Автухович и др., 2000; Неверова, Колмогорова, 2002; Сарбаева, 2005). Действие на растения минеральных водорастворимых частиц нередко вызывает локальные ожоги на листьях, а при длительном воздействии – ослабление и гибель растений (Илькун, 1978). Отмечается, что гибель листвы регистрируется в одних и тех же условиях чаще, чем хвои, но хвоя чаще изменяет окраску (Forets..., 1993).

Наиболее важным, информативным признаком служит состояние крон (Кулагин, 1980; Ковалев, 1990). В городе деревья имеют редкую крону (Власенко и др., 1995; Турмухаметова, 2005), отмечается большая изреженность крон, увеличение доли световых листьев в кроне (Фролов, 1980). По признакам состояния крон разработаны региональные критерии оценки состояния деревьев, позволяющие выявить насаждения с нарушенной устойчивостью до появления процессов усыхания (Ковалев, 1990).

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 жизненным состоянием (Илькун, 1971; Кулагин, 1980; Гетко, 1989; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Ильин, 1991; Matzner, Murach, 1995). Рекомендуются также использование обобщенной функции желательности Харрингтона, совокупности биометрических показателей деревьев и физиолого-биофизических характеристик тканей деревьев (Калинин и др., 1991).

Ослабленность насаждений крупных промышленных центров способствует развитию различных вредителей и болезней, что также ухудшает их состояние, а в некоторых случаях приводит к преждевременной гибели (Экология ..., 2001; Яновский, 2002; Рунова и др., 2005; Колмогорова, 2006).

Оценке жизненного состояния в условиях техногенного воздействия посвящено значительное количество как отечественных, так и зарубежных исследований.

В городе Кемерово (основные загрязнители диоксид азота, диоксид серы, оксид углерода и взвешенные вещества от промышленных предприятий, теплоэнергетики и автотранспорта) наблюдается ухудшение жизненного состояния деревьев: снижается процент живых ветвей в кроне, степень облиственности, процент живых листьев в кроне, средний процент живой площади листа. Угнетение древесных растений в большей степени выражено в примагистральных посадках и в районах с высокой техногенной нагрузкой. Наиболее угнетены липа (жизненное состояние ухудшается в среднем по городу на 16% в скверах и 19% в примагистральных посадках) и сирень (на 13 и на 15 % соответственно). Установлена прямая корреляционная связь между жизненным состоянием древесных растений и интенсивностью фотосинтеза, а также между жизненным состоянием и комплексным показателем загрязнения атмосферы (Колмогорова и др., 2005).

На основе морфологических параметров (степень дефолиации крон, пожелтение хвои, количество шишек, прирост побегов разного возраста, форма кроны) оценено жизненное состояние лесных культур сосны обыкновенной в пригородной зоне г. Усть-Илимска, где основными загрязняющими веществами, выбрасываемыми в окружающую среду от Усть-Илимского лесопромышленного комплекса, являются метилмеркаптан, диметилсульфид, диоксид серы, сероводород, диоксид азота, оксид углерода, сероводород, нефтепродукты, фенол, лигнин, скипидар, формальдегид, диметилсульфид, метилмеркаптан, метанол, таловое масло. Показано, что деревья в условиях загрязнения находятся в ослабленном состоянии, наблюдается снижение длины, массы и срока жизни хвои, отмечается появление точечных и апикальных некрозов, снижается прирост побегов, прирост деревьев в высоту и по диаметру (Ковылина и др., 2008).

Жизненное состояние насаждений сосны и березы, произрастающих на отвалах Кумертауского бурогоугольного разреза, в целом относится к категории



«здоровых», однако у сосны на отвалах коэффициент жизненного состояния ухудшается относительно контроля, а у березы напротив, коэффициент жизненного состояния на отвалах значительно возрастает относительно контроля. На отвалах Учалинского горно-обогатительного комбината насаждения сосны и березы также относятся к категории «здоровые», однако у обоих видов на отвалах коэффициент жизненного состояния очень слабо отличается относительно контрольных показателей, но в целом у березы он значительно выше, чем у сосны. Также следует отметить, что в условиях Учалинского горно-обогатительного комбината жизненное состояние 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 (Радостева, 2011). В отличие от лиственных древесных видов жизненное состояние древостоев лиственницы Сукачева на отвалах Кумертауского бурогольного разреза относятся к категории «ослабленных», причем близко к «сильно ослабленным». Отмечается сильное повреждение ассимиляционного аппарата (до 80% площади хвои хлорозные и некротические пятна), наблюдается преждевременный опад хвои, густота кроны не превышает 50%, однако очищаемость стволов от мертвых сучьев хорошая (до 15%). В контроле жизненное состояние лиственницы оценивается как «здоровое», причем коэффициент жизненного состояния значительно превосходит таковой на отвалах (85,0% и 55% соответственно), стволы хорошо очищаются от мертвых сучьев (3-5% мертвых сучьев в кроне), степень повреждения хвои не превышает 5%, однако деревья имеют плохо сформированные кроны (всего 50-60% от нормы) (Кулагин, Зайцев, 2008).

Исследование состояния древостоев тополей Уфимского промышленного центра показало, что жизненное состояние тополя дрожащего оценивается как «здоровое», деревья характеризуются хорошо сформированной кроной, слабой поврежденностью листьев, хорошей очищаемостью стволов от мертвых сучьев. Жизненное состояние древостоев тополя черного на водораздельном плато

характеризуется как ослабленное, а в пойме – как здоровое, основными диагностическими признаками ухудшения жизненного состояния являются снижение густоты кроны и ухудшение очищаемости стволов от мертвых сучьев. Жизненное состояние древостоев тополя бальзамического оценено как «сильно ослабленное», деревья характеризуются слабо развитой кроной, плохой очищаемостью от мертвых сучьев и сильным поражением листьев (чаще всего фитопатогенами). Сравнительная характеристика тополей выявила ряд ухудшения их жизненного состояния: тополь дрожащий > тополь черный > тополь бальзамический. Жизненное состояние древостоев тополей различается в зависимости от положения в рельефе: в условиях поймы оно в целом лучше, чем на водораздельном плато, что связано с более благоприятными условиями произрастания (Уразгильдин, 1989). В отличие от тополей, жизненное состояние ивы белой и клена остролистного в условиях Уфимского промышленного центра оценивается как «здоровое», причем у ивы оно значительно улучшается относительно контроля, что является очень важным в плане оценки возможности ее использования в создании санитарно-защитных насаждений крупных промышленных центров нефтехимического профиля. Наиболее чувствительными диагностическими признаками ивы и клена являются наличие на стволе мертвых сучьев и густота кроны, наименее чувствительным является повреждение листьев. Однако у ивы при усилении загрязнения уменьшается наличие на стволе мертвых сучьев, густота кроны увеличивается, у клена же густота кроны снижается, количество мертвых сучьев увеличивается. Повреждение листьев у обеих пород не превышает 5%, усыхание деревьев не происходит (Васильева, 2011; Ахмадуллин, 2014).

В условиях загрязнения Стерлитамакского промышленного центра (полиметаллический тип загрязнения) жизненное состояние древостоев лиственницы Сукачева оценивается как «ослабленное», наблюдается плохая очищаемость стволов от мертвых сучьев (в кроне присутствует 15-35% мертвых сучьев) и пониженная густота кроны (70-85% от нормы), повреждение хвои составляет 10-20% от общей площади. В контроле жизненное состояние

лиственницы оценивается как «здоровое», причем коэффициент жизненного состояния значительно превосходит таковой в условиях загрязнения (89,5% и 74,0% соответственно), деревья имеют хорошо сформированные кроны, очищаемость ствола от мертвых сучьев хорошая, степень повреждения хвои не превышает 10% от ее площади. Жизненное состояние древостоев тополя бальзамического «сильно ослабленное», причем прогноз свидетельствует о дальнейшем его ухудшении по мере накопления токсикантов. В контроле их состояние оценено как «ослабленное», но коэффициент жизненного состояния значительно выше, чем в условиях загрязнения (67,0% и 44,5% соответственно). Основным диагностическим признаком ухудшения состояния является снижение густоты кроны (с 53-60% до 20-40%). Очищаемость от мертвых ветвей и повреждение листьев как в условиях загрязнения, так и в контроле находятся приблизительно на одинаковом уровне 40-55% и 20-40% соответственно), однако количество сухостоя в условиях загрязнения значительно превосходит контрольные условия. Наилучшим жизненным состоянием в условиях Стерлитамакского промышленного центра характеризуются древостои березы повислой – оцениваются как «здоровые» и в условиях загрязнения, и в контроле (коэффициент жизненного состояния 90% в обоих случаях). Значимые диагностические признаки ухудшения состояния березы отсутствуют, деревья характеризуются хорошо сформированной кроной (75-85%), отсутствием значительного поражения листьев (не более 5-15 %) и хорошей очищаемостью ствола от мертвых сучьев (0-15%). Таким образом, сравнительная характеристика древостоев выявила ряд ухудшения их жизненного состояния: береза повислая > лиственница Сукачева > тополь бальзамический. (Кулагин, Зайцев, 2008; Кулагин и др., 2010).

В 2001 году 22,4% Европейских лесов были классифицированы как имеющие дефолиацию более 25%, депигментация и потемнение было редким (7,6% наблюдаемых деревьев), а у 43-55% деревьев повреждения привели к их полному выпадению. Насекомые являются наиболее часто наблюдаемым повреждающим агентом (9,9%), атмосферное загрязнение оценивается 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 (Lorenz et al., 2003). 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 никакой очевидной тенденции не обнаружено для *Pinus silvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* L. и *Q. robur* L., а виды *Pinus pinaster* Ait., *Quercus ilex* L. и *Q. rotundifolia* Lam. напротив показали заметное улучшение (Muller-Edzards et al., 1997). Попытка формального сопоставления представленных выше данных 1986-1996 и 1994-2001 годов показала, что на большинстве участков дефолиация остается неизменной (Lorenz et al., 2003; Percya, Ferretti, 2004). 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 незначительные, однако у ели норвежской в южной части Австрии и южной/западной части Карпат отмечались случаи значительного повышения уровня дефолиации, а для бука значительный рост дефолиации отмечен только в Румынии (Effects..., 2002; Lorenz et al., 2003; Percya, Ferretti, 2004).

В период 1980-2011 г. в национальном парке Крконосовы горы (Чехия) оценивалось изменение состояния здоровья деревьев ели (*Picea abies* [L.] Karst) на основе степени дефолиации (классифицированной на 6 уровней) на 6 исследовательских участках в условиях загрязнения воздуха ( $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ). На всех участках с 1994 года общий объем осадения сульфатов значительно сократился с 50-80 кг/га в год до 8-13 кг/га в год, однако какой-либо четкой тенденции в изменении объемов осадения азота нет. 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%. Чрезвычайно поврежденные деревья достигли максимальной доли за 7 лет (8,2%), и с тех пор постоянно снижались 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 осаждением как серы, так и азота отсутствует. Связь между дефолиацией «всех деревьев» и атмосферным осаждением азота отсутствует, однако существует отрицательная взаимосвязь с осаждением серы (Vacek et al., 2013).

Снижение загрязнения воздуха N до 20-50 кг/га в год и S до 10-15 кг/га в год в районе завода по производству азотных удобрений в Литве (основные загрязнители NO<sub>x</sub>, NH<sub>3</sub>, SO<sub>2</sub> и минеральная пыль) сразу повлекло восстановление жизненного состояния поврежденных сосновых древостоев, особенно молодых (5-7 лет). Однако, состояние старых поврежденных древостоев норвежской ели ухудшилось из-за последовавших вспышек *Ips typographus*. Загрязнение лесных почв также уменьшилось с уменьшением загрязнения воздуха, однако их подкисление продолжается (Armolaitis, 1998).

Северо-западная часть Чешской Республики известна как сильно загрязненный район. Загрязнение SO<sub>2</sub>, 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: Ore Mountains, Sokolov Basin, Slavský Les. Дефолиация хвойных

пород в Ore Mountains выявила значительную корреляцию с концентрациями зимнего SO<sub>2</sub> и зимними температурами. В Sokolov Basin и Slavský Les жизненное состояние лиственных древостоев существенно связано с летними температурами. Результаты показывают снижение значения SO<sub>2</sub> как причины ухудшения состояния лесов в 90-е годы (Šrámek, 1998).

В Средиземноморских лесных экосистемах *Quercus pubescens*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis* и *Pinus nigra* восточного Адриатического побережья оценена жизнеспособность деревьев по соотношению атмосферного осаднения (N, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Cl<sup>-</sup>), содержанию питательных веществ в листве/хвое (N, P, K, Ca, Mg), дефолиации листьев/хвои и роста 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 листве/хвое, а концентрации элементов находились в оптимальном диапазоне (за исключением высоких концентраций Ca, что отражает химию кальциевых почв региона). Никаких различий в интенсивности дефолиации между древостоями не обнаружено, но участки с более низким приращением базальной площади имеют более низкую дефолиацию. Сделать какой-либо вывод о взаимосвязи N-осаднения и роста деревьев пока не представляется возможным (Jakovljević et al., 2019).

### **1.9. Адаптивные стратегии растений к техногенезу**

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 (Риклефс, 1979). 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 (Мак Кленахен, 1982). 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. (Флейшман 2008; Гродзинский, 1983). 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 (современное представление, основанное на развитии идей Ж.Б. Ламарка, Ч.Р. Дарвина, Э. Геккеля, W.B. Cannon, С. Bernard, Н. Selye, 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 (Сидорович, Гетко, 1979). 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 (Завадский, 1968). В процессе приспособления включаются те потенциальные свойства, которые можно представить в форме постадаптаций и преадаптаций (Кулагин, 1985). 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 постадаптациям, то есть возможности организмов вновь использовать бывшие адаптивные признаки, составляющие резерв приспособляемости к изменениям среды (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). 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, попав в условия 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 (Медведев, Тарабрин, 1977). «... адаптация у отдельных ныне живущих видов к таким токсичным соединениям может быть реликтовой и отражать некогда имевший широкое распространение вид метаболитической устойчивости, прямо связанный с действием высоких концентраций  $H_2S$  и  $SO_2$ » (Шевякова, 1979). Некоторые из травянистых растений через 5-8 поколений повышают устойчивость к фторидам и окислам серы в 2-3 раза (Илькун, 1971).

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 (Маслов, 1980). Чем большее число механизмов адаптации используется растением одновременно на самых разных уровнях, тем более устойчив организм к действию токсических ингредиентов (Тарабрин, 1984). Лесные фитоценозы в зоне повышенных антропогенных нагрузок характеризуются увеличением емкости биологического круговорота органического вещества, что способствует повышению их устойчивости (Сидорович, Гетко, 1979). Не каждый стресс обязательно негативен для деревьев, но может вместо этого вызвать повышенную устойчивость к стрессу. Кратковременная стрессовая реакция может не совпадать с длительным изменением жизненного состояния деревьев, поэтому изменения должны интерпретироваться с долгосрочной точки зрения (Kozlowsky, Pallardi 2002).

#### ***Адаптивные реакции.***

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 (Кулагин, 1974, 1980, 1985; Mansfield et al., 1988; Веселова и др., 1993; Пахомова, 1995).

Вопросам изучения адаптаций растений, в том числе и древесных, к техногенному загрязнению посвящена обширная литература. Выделен целый комплекс адаптаций к техногенным воздействиям, начиная с биохимических, клеточных, анатомических и далее до экосистемных (Кулагин, 1974, 1985). Как правило, исследователи изучают адаптации растительных организмов на каком-то одном, выделенном и наиболее интересующем исследователя, структурно-функциональном уровне иерархии растительного организма. Обычно отдельно рассматриваются морфологические изменения листа или физиологические, анатомические и т.д.

Древесные растения имеют специальные механизмы для преодоления повреждений, вызванных стрессами окружающей среды. Но ситуация осложняется, когда возникают множественные стрессы. Механизмы, принятые

против одного фактора стресса, не обязательно аналогичны механизмам противодействия множественным стрессам. Реакция растения может отличаться, когда два или более стресса возникают последовательно или одновременно (Chelli-Chaaboimi, 2013). 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 – избежать или терпеть стрессы. Такие стратегии адаптации находятся на морфологическом, анатомическом, биохимическом и молекулярном уровнях. Эпигенетическая память, инактивация активных форм кислорода, накопление растительных гормонов (таких как салициловая, жасмоновая и абсцизовая кислоты, этилен и т.д.), 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. Технологии «омики» позволяют выявить генетику, лежащую в основе стрессовой реакции и адаптации растений, которые могут быть использованы для исследования сложного метаболического взаимодействия между растениями и стрессовой средой (Devi et al., 2017).

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 активацией многих метаболических процессов, контролирующих фотосинтез, ионный гомеостаз и сигнализацию гормонов растений, которые могут изменять экспрессию генов. Эти реакции обычно экспрессируются как на фенотипическом, так и на генотипическом уровнях (Skirycz, Inzé, 2010).

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 тканях сосудов. Усиленное накопление фенолов и лигнина считается одной из наиболее

распространенных реакций растений на стресс (Wild, Schmitt, 1995; Gostin, 2009).

В сильно загрязненных участках устьица уменьшаются в размерах и увеличивается их плотность на листьях. Это может быть благоприятной анатомической адаптацией к загрязненной окружающей среде (Wild, Schmitt, 1995). С другой стороны, обнаружено значительное снижение устьичной плотности, устьичного индекса и толщины кутикулы в условиях угольно-дымового загрязнения и высокого автотрафика в мегаполисах (Verma et al., 2006; Pourkhabbaz et al., 2010). Третьи утверждают, что не отмечено никаких анатомических изменений в условиях загрязнения цементного завода, что может свидетельствовать о том, что уровень дозы-реакции загрязняющих веществ не был достигнут (Ogunkunle et al., 2013).

Показаны различия в стратегии адаптации на уровне индивидуальной изменчивости семенного потомства двух морфологических форм *Taraxacum officinale* s.l., произрастающих на участках с возрастающим уровнем техногенного загрязнения: в условиях максимального загрязнения *T. dahlstedtii* продуцирует более жизнеспособные семена, чем *T. pectinatiforme*, однако семенная генерация последней обладает более высоким индексом металлоустойчивости, что позволяет двум формам существовать в пределах одной ценопопуляции (Zhuikova et al., 1999).

Обширная литература посвящена адаптивным реакциям растений к тяжелым металлам. Некоторые растения относятся терпимо к металлам либо путем их исключения, либо путем накопления металлов в старых листьях. Некоторые растения (гипераккумуляторы) переносят высокую концентрацию металлов, даже в четыре раза выше, чем обычные растения. Гипераккумуляторы фактически являются «металлопроницаемыми» растениями и накапливают металлы, включая алюминий, кадмий, медь, свинец, никель и цинк (Hodson, 2012). Высокая толерантность к токсичности тяжелых металлов может основываться либо на снижении их поглощения, либо на увеличении их внутреннего связывания. Такой механизм включает связывание тяжелых металлов с клеточной стенкой, иммобилизацию, исключение плазматической мембраной, удаление ионов токсичных металлов, связывание внутри вакуоли, уменьшение переноса

тяжелых металлов, комплексообразование, хелатирование, компартментацию и экспрессию механизмов стрессового ответа, таких как индукция стрессовых белков. Хелатирование металла с помощью клеточных лигандов является преобладающим механизмом толерантности и детоксикации. Он достигается путем комплексообразования с клеточными лигандами, такими как органические кислоты, цистеиновые фитохелатины, глутатион и т.д. (Cobbett, 2000; Schat et al., 2002; Kupper et al., 2004; Clemens, 2006; Mishra et al., 2006; Dalcorso et al., 2008; Hossain et al., 2009; Sharma, Dietz, 2009; Hossain, Fujita, 2009; Solanki, Dhankhar, 2011; Hossain et al., 2012; Kumar et al., 2017).

В условиях металлического стресса повышенная продукция реакционноспособных видов кислорода является первичным ответом растительных клеток. Чтобы избежать окисления и повреждения радикалами, растения имеют эффективную противокислительную защитную систему, содержащую набор ферментативных, а также неферментативных антиоксидантов, которая может регулироваться в соответствии с условиями окружающей среды. (Vranova et al., 2002; Moura et al., 2012; Singh et al., 2015). Компоненты антиоксидантной защиты, включающие супероксиддисмутазу, аскорбатпероксидазу, пероксидазину, каталазу, глутатион и аскорбат играют важную роль в защите от окислительного повреждения, вызванного реакционноспособными соединениями кислорода. Супероксиддисмутаза, пероксидаза, каталаза и глутатион-S-трансфераза могут эффективно превращать супероксидные радикалы в перекись водорода и затем воду и кислород. Кроме того, ферментативные антиоксиданты, глутатион, пролин, аскорбат, каротиноиды, флавоноиды, токоферол, аскорбиновая кислота, мочевая кислота, липоевая кислота, различные аминокислоты, полиамин и различные фенольные соединения и тиолы непосредственно осуществляют детоксикацию металлов и являются важными антиоксидантами. Эти две группы антиоксидантов могут подавлять широкий диапазон токсичных производных кислорода и защищать клетки от окислительного стресса. Глутатион обладает высоким сродством к конъюгации с несколькими металлами и металлоидами и действует как важнейший метаболит в

клеточном окислительно-восстановительном балансе. Кумулятивный синтез глутатиона также рассматривается как систематический подход для усиления клеточной защиты от окислительного стресса (Cobbett, 2000; Shah, Nongkynrih, 2007; Guo et al., 2008; Chen et al., 2009; Xu et al., 2009; Dalvi, Bhalerao, 2013; Das, Roychoudhury, 2014; Singh, Prasad, 2014; Yadav et al., 2014; Kumar et al., 2016).

В растительных клетках вакуоль обычно рассматривается в качестве основного места хранения токсикантов. Например, заключение в вакуоль достаточно эффективно для регулирования распределения и концентрации ионов металлов: вакуоль блокирует несущественный металл и в результате другие чувствительные органеллы клетки не страдают от его токсичности (Sharma, Dietz, 2009). Известен механизм толерантности к Cd: металл индуцирует синтез фитохелатинов и образование молекулы Cd-фитохелатин, которая затем переносится в вакуоль антипортом Cd/H и АТФ-зависимым переносчиком фитохелатинов (Salt, Rauser, 1995).

Альтернативная стратегия контроля уровня внутриклеточного металла в плазматической мембране включает активное удаление ионов металла, хотя имеется очень мало прямых доказательств наличия такого процесса в растительной системе. Растения со стратегией отчуждения могут избежать чрезмерного поглощения ионов металла и ограничить его перенос от корней к побегам. Например, у *Brassica chinensis* L., *Brassica pekinensis* (Lour.) Ropr. и многих других видов растений устойчивость к кадмию основана на механизме исключения, в котором корни накапливают ионы металла, а затем предотвращают транслокацию кадмия в побег (Ramos et al., 2002; Zornoza et al., 2002; Stolt et al., 2003; Liu et al., 2007). Некоторые толерантные растения могут удерживать ионы тяжелых металлов в клеточных стенках путем образования комплекса тяжелых металлов в плазме растительных клеток (Ramos et al., 2002; Zornoza et al., 2002; Lou et al., 2004; Wójcik et al., 2005). Так, Ni-хелатирующие гистидин и цитрат, присутствующие в экссудатах гиперкумулирующих растений, накапливаются в корневых экссудатах негиперкумулирующих растений и, таким образом, способствуют снижению поглощения Ni и играют роль в стратегии его

детоксикации (Salt et al., 2000).

Также растения могут осаждать токсиканты путем увеличения рН ризосферы или путем выделения анионов, таких как фосфат, однако рН играет незначительную роль и не является значимым механизмом толерантности (Taylor, 1991). Толерантность к наводнениям у древесных растений положительно коррелирует со способностью к регенерации корней, конверсией токсинов, образующихся в почве, в менее токсичные соединения путем окисления ризосферы и увеличения количества гиббереллинов и цитокининов, синтезированных корнями (Kozlowski, Pallardy, 2002). Выявлены видоспецифические реакции корневых систем на условия окислительно-восстановительных процессов в почве: в зависимости от изменения интенсивности роста корней в длину при снижении окислительно-восстановительного потенциала вид может быть охарактеризован как чувствительный или толерантный к данному фактору (Rezeshki, 1991). Тонкие мелкие корни различаются по корневым порядкам и видам при повышенном осаждении азота и уменьшении количества осадков, и эти различия отражают распределение углерода и стратегии выживания растений под землей (Zhang et al., 2020).

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, складывающийся из комплекса относительно независимых адаптивных реакций на всех структурно-функциональных уровнях организации растительного организма – то есть всего растения в целом.

***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, либо в разной степени их проявления. Кроме того, у каждого древесного вида они проявляется по-разному. Таким образом, становится очевидным, что каждый древесный вид, как целостный организм, характеризуется определенной адаптивной стратегией к тому или иному виду техногенной нагрузки, которая (стратегия) выражается комплексом относительно независимых адаптивных реакций (анатомических, физиологических, биохимических, габитуальных и т.д.) на разных уровнях организации растения.

Реализация той или иной адаптивной стратегии в полной мере 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 интегрирования совокупности приспособительных реакций (анатомических, физиологических, биохимических, габитуальных, феноритмических, 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 (Кулагин, 1974, 1980, 1985, 2006; Mansfield et al., 1988; Пахомова, 1995).

Когда ведется речь о стратегиях растительных организмов, принято рассматривать известную систему экологических стратегий Раменского-Грайма (Раменский, 1935, 1938; Grime, 1979), где биоценотические типы растений разделяются на виолентов, пациентов и эксплерентов. В основу системы положено «поведение» видов в отношении широкого спектра эколого-ценотических ситуаций. В дальнейшем эти первичные типы стратегий были дополнены и углублены Т.А. Работновым (1985, 1992) и Б.М. Миркиным (1981, 1983), предложившими подтипы стратегий.

В классификации систем адаптивности растений наиболее распространены два подхода – классификация жизненных форм как адаптационных морфофизиологических комплексов, отражающих разные варианты экологической среды (Серебрякова, 1971), и классификация типов эколого-фитоценотических стратегий (Миркин, Наумова, 1998; Усманов и др., 2001), представляющих выражение способа выживания растений в различных экологических и ценотических условиях. Отнесение вида к конкретному типу адаптивной стратегии основывается на ценотических, общебиологических и морфологических изменениях (Миркин, 1985), например, динамика численности популяции (Уиттекер, 1980), скорость накопления биомассы (Grime, 1979), распределение материально-энергетических ресурсов растений между процессами поддержания жизнедеятельности и воспроизводством (MacArthur, Wilson, 1967; MacLeod, 1884 по Hermy, Stieperaete, 1985), степень совпадения фундаментальной и реализованной ниши (Работнов, 1975) и т.д.

Отличительным направлением является система адаптивности растений к разным местообитаниям через особенности их функционирования, т.е. 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 (Усманов и др., 2001).

Широкое распространение получила методика вычисления «Индекса толерантности» к промышленному загрязнению воздуха, которая основана на вычислении коэффициента толерантности с использованием таких физиологических показателей, как содержание в листьях аскорбиновой кислоты, содержание общего хлорофилла, рН листового экстракта и относительное содержание воды в листьях. Некоторые авторы модифицируют методику, добавляя в формулу вычисления индекса толерантности дополнительные физиологические параметры, которые на их взгляд являются чувствительными к промышленному загрязнению. Однако, анализ большого массива публикаций, использующих индекс толерантности для оценки устойчивости растений к загрязнению, показывает значительную противоречивость получаемых данных как при сравнении с результатами других авторов, так и в пределах собственных исследований. Например, индекс толерантности одного и того же растения в пределах одного региона с одним типом загрязнения у разных авторов может менять тенденции на противоположные, а в других случаях по отношению к одному и тому же источнику загрязнения показывать значительные перепады по мере приближения от контроля к источнику, что не дает возможности установить четкую тенденцию (Joshi, Swami, 2007, 2009; Tripathi, Gautam, 2007; Lakshmi et al., 2008; Liu, Ding, 2008; Agbaire, Esiefarienrhe, 2009; Agbaire, 2009; Das, Prasad, 2010; Jyothi, Jaya, 2010; Meerabai et al., 2012). Следовательно, не смотря на высокую чувствительность физиологических параметров к промышленному загрязнению, изменение их количественных характеристик в значительной степени зависит от адаптивного потенциала растения как к уровню, так и к типу загрязнения.

Если учесть, что древесные растения (имеются в виду уже сформировавшиеся приспевающие, спелые и перестойные древостои) по определению являются виолентами (в силу их положения в образуемом

фитоценозе и средообразующей роли), возникает закономерный вопрос: какова же их адаптивная стратегия к новому для них (в историческом плане) техногенному фактору при естественно сложившемся и уже привычном для них фитоценотическом факторе (т.е. без учета последнего)?

Подход к систематизации этого вопроса, но не для отдельного вида, а для совокупности разных видов растений, предложен В.К. Жировым с соавторами (2006). Авторами рассматривается вопрос о взаимодействии структур различных уровней организации растительного организма при формировании адаптивных реакций к промышленному загрязнению. Ими предложено 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 предложено 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 (т.е. отличаться от принятой «классической» адаптации на то или иное воздействие). Тем не менее, такой многообразный характер наблюдается постоянно, и, согласно нашим исследованиям, особенно ярко это проявляется в условиях углеводородного типа загрязнения. При этом не проводится попытка связать в единую систему эти многообразные адаптивные реакции, равно как и малочисленны подходы к разработке классификации адаптивных стратегий растительных организмов к техногенезу.

\*\*\*

В заключение литературного обзора следует отметить ряд проблемных вопросов, необходимых для более детальной оценки влияния 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 – в динамике вегетационного периода и в многолетней динамике;
- простое описание выявленного эффекта без оценки сути адаптивной реакции и ее направленности;
- отсутствие увязки в единую адаптивную схему множества выявленных эффектов;
- ошибочная подмена понятия «адаптивная стратегия» выявленными «адаптивными реакциями» (как правило, в зарубежных публикациях). Исследователи довольно часто оперируют понятием «адаптивная стратегия» при обсуждении реакций какого-то конкретного параметра (группы параметров) или органа в ответ на внешнее воздействие, когда корректнее использовать термин «адаптивная реакция», так как «адаптивная стратегия» подразумевает совокупное использование всех имеющихся защитно-приспособительных механизмов на всех структурно-функциональных уровнях организации организма – всего растения в целом.
- необходим переход 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.

Также следует подчеркнуть недостаток работ, посвященных углеводородному загрязнению и специфичности его влияния на рост и развитие древесных растений. Данные пробелы будут раскрыты в представленной диссертационной работе.

Реализация перечисленных вопросов позволит всесторонне охарактеризовать эколого-биологические особенности древесных видов в условиях техногенного стресса, выявить их механизмы адаптации и экологическую видоспецифичность, разработать методические подходы к выявлению адаптивных реакций, адаптивных стратегий и оценке адаптивного потенциала к комплексу техногенных факторов. Такие данные могут стать основой прогнозных оценок дальнейшего выполнения древостоями своих санитарно-защитных и средостабилизирующих функций, а также прогноза успешности лесовосстановительных и лесорекультивационных работ на нарушенных территориях.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1. Характеристика района исследований

**Рельеф.** Район исследований находится в пределах Прибельской увалисто-волнистой равнины, в центральной части Бельско-Уфимского междуречья, на западных, северо-западных и юго-западных склонах Бельско-Сутолокской антиклинали. Через Бельско-Уфимское междуречье проходит Черкасско-Стерлибашевский вал, который имеет простирание с северо-востока на юго-запад. Данная структура состоит из значительно приподнятых (от 150 до 370 метров) широких куполовидных складок (рис. 2.1.1). В геологическом отношении изучаемый район представлен складчато-кристаллическим фундаментом, перекрытым мощной толщей осадочных пород: песчаников, глин, мергелей, известняков, доломитов, а также легкорастворимых гипсов и ангидритов пермского периода. Территория просечена долинами рек Белой, Уфы, Сутолоки, водоразделы которых сложены легкоразмываемыми породами, поэтому изрезаны глубокой овражно-балочной сетью и осложнены карстовыми формами рельефа (Физико-географическое..., 1964; Башкортостан..., 1996).

**Климат.** Климат территории имеет переходный характер от умеренно-континентального к континентальному. Средняя годовая температура воздуха +2,5 °С, средняя температура января –14,6 °С, абсолютный минимум – 50 °С, средняя температура июля +19,3 °С, абсолютный максимум +40 °С. Среднегодовое количество осадков 419 мм (рис. 2.1.2). За вегетационный период обычно выпадает до 70% осадков. Наибольшее количество в июле, наименьшее в феврале. Устойчивый снежный покров устанавливается в середине ноября и лежит до 1 декады апреля. В пределах УПЦ достаточная увлажненность, теплое лето, умеренно суровая зима. В течение года преобладает юго-западный (повторяемость ветров 26%) и южный перенос воздушных масс (24%), повторяемость штилей – 21%. В теплое время года над УПЦ формируется теплый воздух умеренных широт с частой повторяемостью ветров северных румбов (С, СЗ и СВ) (Алисов, 1947; Немкова, Климанов, 1968; Климат Уфы, 1987).

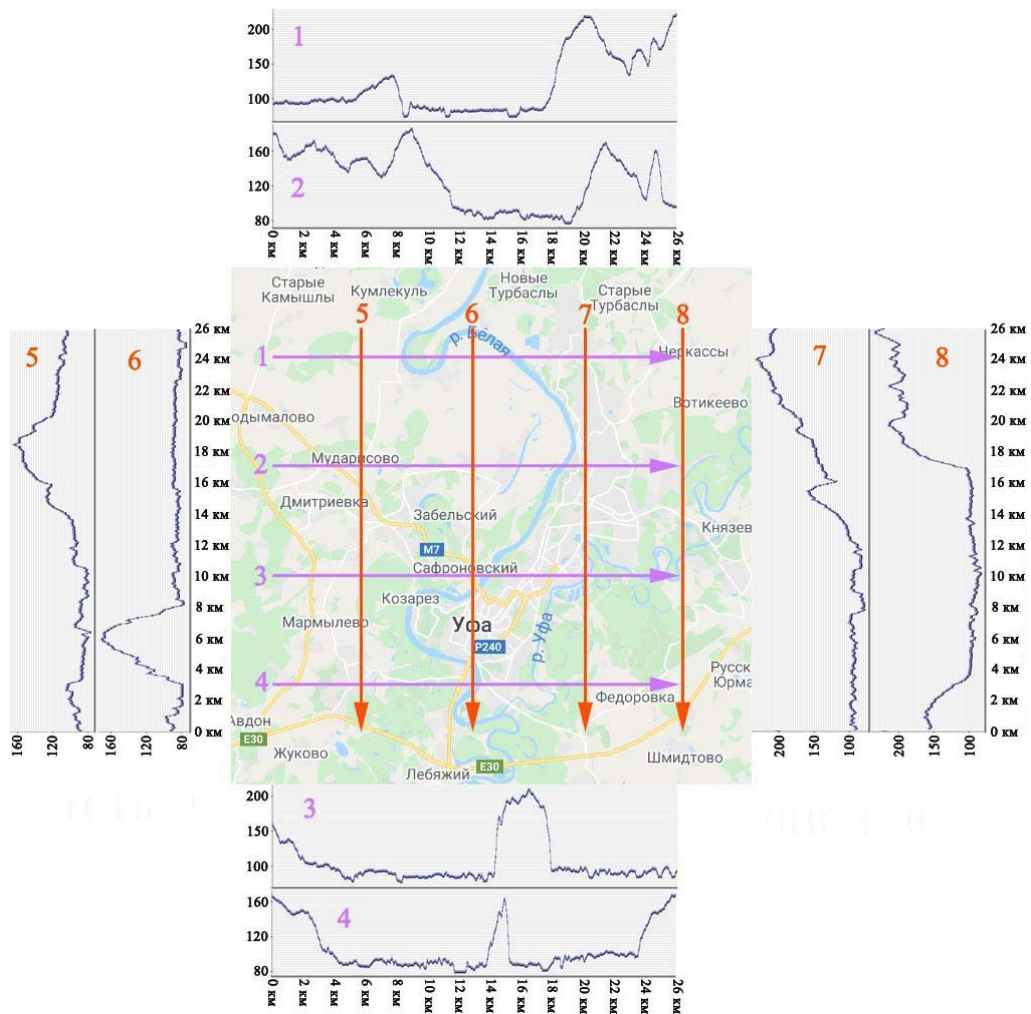


Рисунок 2.1.1. Карта рельефа местности (перепады высот) г. Уфы и Уфимского района Республики Башкортостан (по <http://antenna102.ru/pages/profil-relefa-mestnosti.php>). Условные обозначения: → – направления горизонтальных трансект, ↓ – направления вертикальных трансект, 1-2-3-4-5-6-7-8 – номера трансект и соответствующие им графики перепада высот.

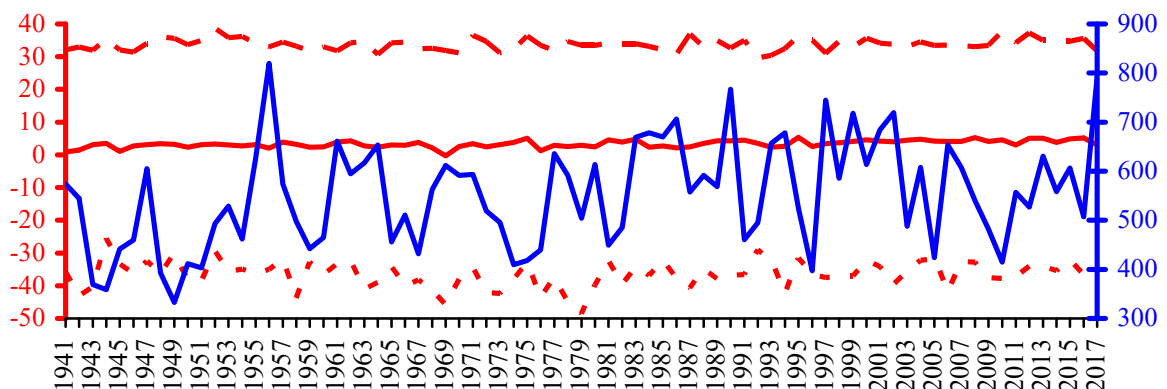


Рисунок 2.1.2. Динамика среднемноголетних температур и среднемноголетних осадков г. Уфы и Уфимского района Республики Башкортостан (по <http://meteo.ru/data>). Условные обозначения: ———— – средняя годовая температура воздуха, ..... – абсолютный минимум годовой температуры воздуха, - - - - - – абсолютный максимум годовой температуры воздуха, ———— – годовые осадки.

**Почвы.** Согласно физико-географическому районированию Республики Башкортостан город Уфа и прилегающие территории расположены в Лесостепной зоне, подзоне Северной лесостепи, Правобережно-Прибельском округе, где преобладают широколиственные леса и серые почвы (рис. 2.1.3). Серые почвы сформированы на делювиальных и элювиально-делювиальных отложениях. Морфологически они характеризуются выраженным перегнойно-аккумулятивным горизонтом, который имеет серую окраску, ореховатую структуру. Средняя мощность этого горизонта 24-30 см, содержание гумуса составляет около 5-7%, средние показатели обеспеченности подвижным фосфором находятся на уровне низкой, калием – средней степени. Содержание гидролизуемого азота колеблется от 3,8 до 11 мг на 100 г почвы. Реакция почвенной среды – слабокислая (Хазиев и др., 1995). В почвенно-геохимическом отношении в серых почвах содержится в среднем подвижного бора – 0,283, молибдена – 0,16, кобальта – 3,11, меди – 6,0, цинка - 0,37 и марганца – 141 мг на 1 кг почвы (Гирфанов, Ряховская, 1975).

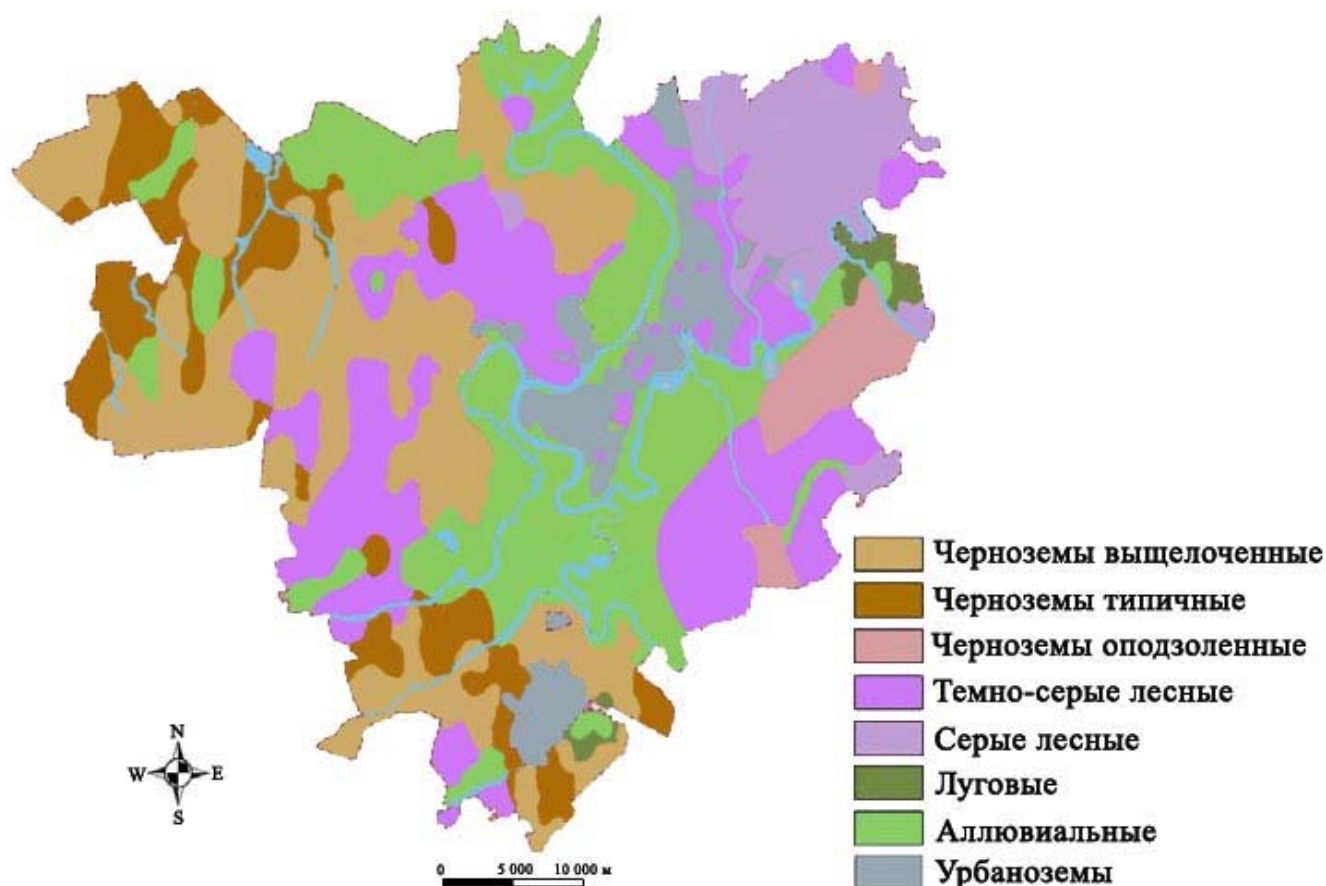


Рисунок 2.1.3. Почвенная карта г. Уфы и Уфимского района Республики Башкортостан (по Asylbaev et al., 2020).

**Гидрография.** Территория г. Уфы расположена в бассейне рек Белая, Уфа и Дема, которые являются основными водными артериями республики Башкортостан (рис. 2.1.4).

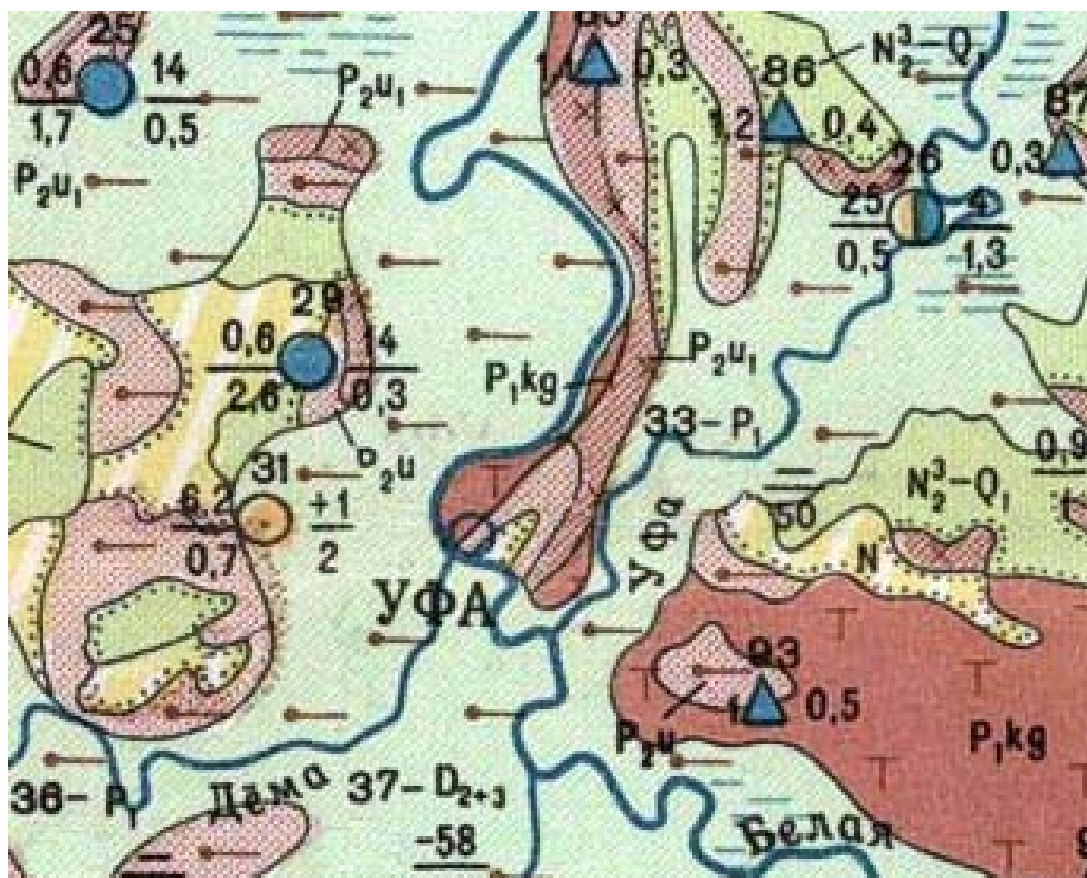


Рисунок 2.1.4. Гидрологическая карта г. Уфы и Уфимского района Республики Башкортостан (по <http://www.hge.spbu.ru/margis/subekt/baskiriya/baskiriya.html>).

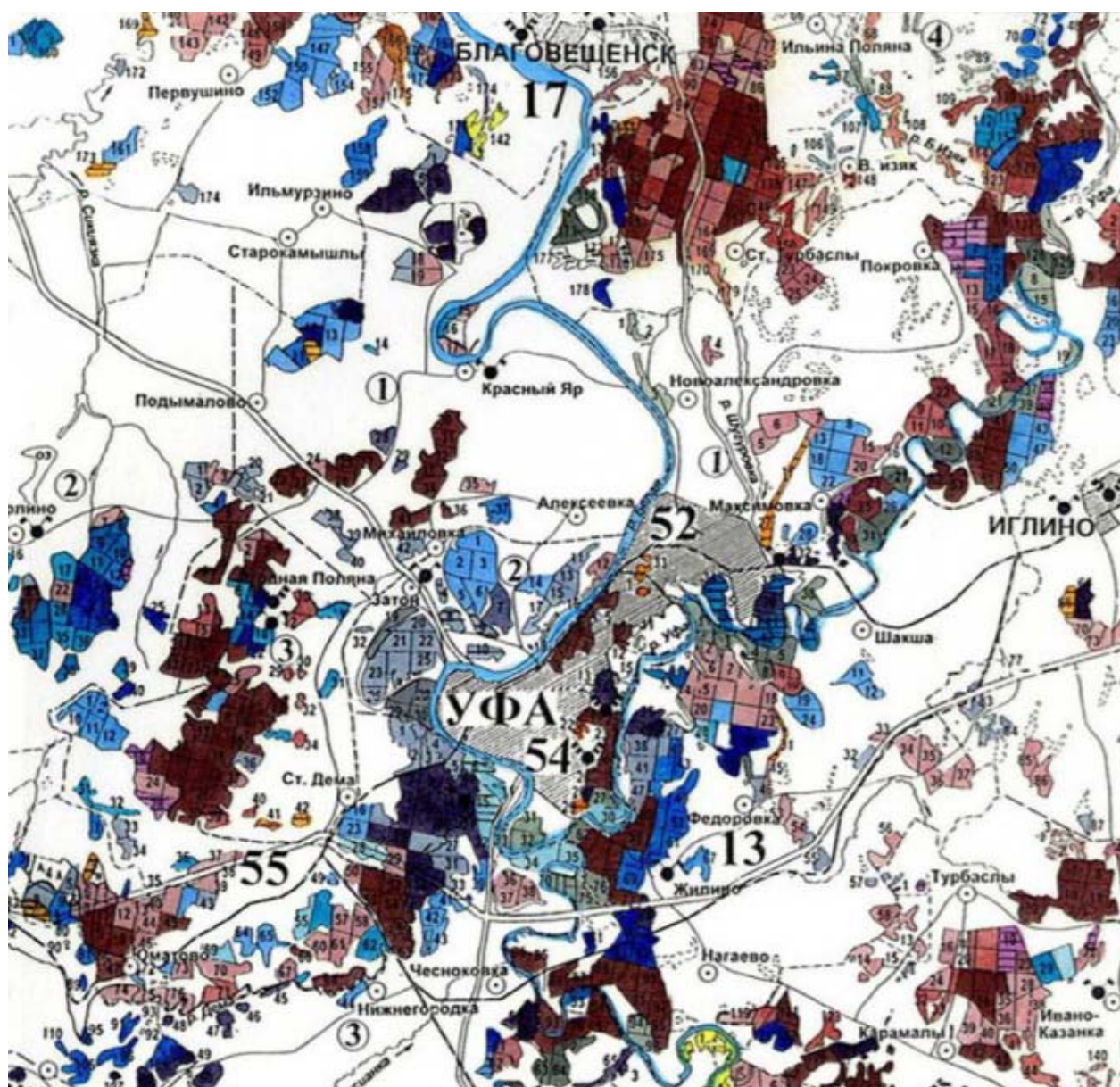
Условные обозначения:

- |  |  |  |   |
|--|--|--|---|
|  | – Водоносный горизонт аллювиальных четвертичных отложений;                                   |  |   |
|  | – Горизонт грунтовых вод верхнеплиоценовых-нижнечетвертичных отложений (общесыртовой свиты); |  |   |
|  | – Воды спорадического распространения отложений неогена;                                     |  |   |
|  | – Водоносный комплекс отложений уфимского яруса;   |  |   |
|  | – Водоносный комплекс отложений нижней части уфимского яруса (соликамской свиты);            |  |   |
|  | – Водоносный комплекс отложений кошелевской свиты кунгурского яруса;                         |  |   |
|  | – Гидрокарбонатные, гидрокарбонатно-сульфатные кальциево-магниевые подземные воды;           |  | – Сульфатные кальциевые подземные воды;             |
|  | – Подземные воды с преобладанием гидрокарбонатного аниона;                                   |  | – Подземные воды с преобладанием сульфатного аниона |



Ширина русла р. Белой в районе г. Уфы составляет в среднем 400 м. Средний уклон русла – 6 см на 1 км, глубина 2-5 м. Правобережье реки с круто поднимающимися склонами. Средняя продолжительность ледового покрытия этих рек 168 дней, толщина льда – 60 см. Весенний ледоход с 18 апреля, замерзание с 19 ноября. После недельного ледохода наступает весеннее половодье, которое длится около месяца. Навигация длится 190 дней. Река Уфа – правый приток р. Белой, вторая по величине река Республики Башкортостан. Ширина русла – 300 м, глубина 2-3 м. Судходна в нижнем течении. Впадает в р. Белую в южной части г. Уфы. Река Дема имеет ширину в границах г. Уфы 50 м и глубину 1.5-3 м, судходна. Впадает в р. Белую в южной части г. Уфы. Поймы рек обильны озерами, старицами, болотистыми и сырыми участками. Уровень почвенно-грунтовых вод колеблется в зависимости от размеров паводка (Башкортостан..., 1996).

**Древесная растительность.** Исследуемый район находится в пределах лесостепной зоны. Леса занимают около 39% всей территории Башкортостана и образованы более 20 видами деревьев. Основными лесобразующими породами являются: хвойные – сосна, лиственница, ель, пихта; лиственные – дуб, липа, береза, клен, тополя и др. Из общей лесопокрываемой площади лесобразующие мягколиственной группы составляют 68,7%, хвойной – 22,1%, твердолиственной – 8,8%. Древостоями березы, ольхи черной занято 31,3%, липы – 22,1%, сосны – 15,2%, осины – 14,7%, ели, пихты – 6,0%, дуба – 5,0% площади лесопокрываемых земель. Уфимский промышленный центр входит в категорию городов с недостаточной обеспеченностью зеленой зоны лесопокрываемыми площадями – на 25-и тысячах гектар зеленой зоны лесистость территории составляет 18%. Леса УПЦ представлены преимущественно широколиственными породами с преобладанием дуба, липы, березы, ильма, осины (рис. 2.1.5). Для подлеска широколиственных лесов характерны орешник, бересклет, рябина. Хвойные леса встречаются преимущественно в искусственных посадках, где древостой формируются из сосны и ели. В целом, природно-климатические условия вполне благоприятны для произрастания хвойных и мягколиственных древесных пород.



### УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

ОСНОВНОЙ ЭЛЕМЕНТ ЛЕСА	ГРУППЫ ВОЗРАСТА				Насаждения по сырым и мокрым местам	КУЛЬТУРЫ	
	Молодняки	Средне-возрастные	Приспевающие	Спелые и перестойные		Сомкнувшиеся	Несомкнувшиеся
СОСНА, ЛИСТВЕННИЦА	Yellow	Orange	Red	Dark Red	== ==	Horizontal lines	Horizontal lines
ЕЛЬ, ПИХТА	Pink	Purple	Dark Purple	Black	== ==	Horizontal lines	Horizontal lines
БЕРЕЗА, ОЛЬХА (ч)	Light Blue	Blue	Dark Blue	Black	== ==		
ОСИНА, ТОПОЛЬ, ОСОКОРЬ, ОЛЬХА (с)	Light Green	Green	Dark Green	Black	== ==		
ЛИПА	Light Green	Green	Dark Green	Black	== ==		
КЛЕН, ИЛЬМ	Light Green	Green	Dark Green	Black	== ==		
ДУБ	Light Green	Green	Dark Green	Black	== ==		
ТАЛЬНИК, ИВА (к)	Light Green	Green	Dark Green	Black	== ==		

Рисунок 2.1.5. План лесонасаждений г. Уфы и Уфимского района Республики Башкортостан (по <https://forest.bashkortostan.ru/documents/active/241717/>).

Твердолиственные породы, несмотря на относительно богатые лесные почвы, не имеют хороших условий для успешного произрастания, так как сумма положительных температур вегетационного периода для них недостаточна, а периодические засухи, сильные морозы, систематическое затопление паводковыми водами в поймах рек Уфы и Белой в сочетании с другими неблагоприятными факторами оказывают отрицательное воздействие на их рост и состояние (Попов, 1980; Башкортостан..., 1996; Леса Башкортостана, 2004; Государственный доклад..., 2020).

## 2.2. Характеристика объектов исследований

Выбранные объекты широко распространены на территории района исследований, представляют из себя как естественные древостои (в основном лиственные лесообразователи) так и лесные культуры (в основном хвойные лесообразователи), являются аборигенными видами и используются в озеленении и ландшафтной архитектуре. Латинские названия в тексте приводятся по С.К. Черепанову (1981).

### *Сосна обыкновенная (Pinus sylvestris L.)*

Сосна обыкновенная – дерево из рода сосна (*Pinus*), подсемейства сосновые (*Pinoideae*), семейства сосновые (*Pinaceae*), порядка хвойные (*Pinales*), подкласса хвойные (*Pinidae*), класса хвойные (*Pinopsida*), отдела голосеменные (*Pinophyta*).

Эколого-биологическая характеристика сосны обыкновенной приводится на основании литературных данных (Флора СССР, 1934; Каппер, 1954; Ванин, 1956; Тахтаджян, 1956; Поликарпов, 1958; Кулагин, 1961; Правдин, 1964; Рахтеенко, 1967; Харитонович, 1968; Красильников, 1970; Орлов, Кошельков, 1971; Яфаев, 1975; Шахова, 1976; Кабанов, 1977; Побединский, 1979; Баталов и др., 1981, 1984; Жизнь растений, 1982; Калинин, 1983, 1989; Чепик 1985; Ярмишко, Цветков, 1987; Ярмишко, 1997; Roberts, 1976; Hanish, Kilz, 1990).

Ареал сосны на материке Евразия очень обширен – от крайнего Севера до субтропических районов (рис. 2.2.1). Западная граница ареала Испания и Великобритания, восточная – бассейн реки Алдан и среднее течение Амура в Восточной Сибири, северная – вплоть до Лапландии, южная – до Монголии и



Китая. В разных частях ареала морфологические, биологические и эколого-физиологические свойства сосны имеют отличия. В пределах Республики Башкортостан сосна в естественных условиях произрастает на всей территории, но в санитарно-защитных насаждениях г. Уфы растет главным образом в культурах.



Рисунок 2.2.1. Ареал распространения сосны обыкновенной (по Соколов и др., 1977; [http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Pinus\\_sylvestris/map/index.html](http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Pinus_sylvestris/map/index.html))

Сосна обыкновенная – дерево первой величины, высотой до 50 м (в среднем 20-35 м), в древостоях имеет хорошую очищаемость от сучьев. Одиночно растущие и опушечные деревья имеют меньшую высоту, сбежистый ствол и низко опущенную крону. На ранних этапах роста имеет конусовидную крону, позже она становится округлой или зонтиковидной. Ствол характеризуется строгомутовчатым расположением ветвей, то же относится и к побегам на сучьях. Нижняя часть дерева покрыта толстой, глубокобороздчатой красно-бурой корой, верхняя часть ствола – тонкой оранжевой отслаивающейся пленкой.

Характеризуется наличием удлиненных побегов различного порядка ветвления и укороченных побегов, на которых образуется хвоя. Хвоя сизо-зеленая, расположена спирально, в пучках по 2 штуки, в основании окружена влагалищем

из чешуй. Хвоя плоско-выпуклая, жесткая, на верхушке заостренная, а по краям мелкопильчатая, 4-7 см длиной, 2 мм толщиной. В пределах кроны одного дерева различие в длине хвои может достигать 2-3 см. Наиболее длинная хвоя расположена на побегах последних 6 лет и на осевом побеге. Внутри кроны и по ее периметру, а также в зависимости сторон света, морфология хвои различия: например, северная сторона кроны имеет меньшую длину хвои, чем южная. Продолжительность жизни хвои колеблется от 2 до 8 лет. Опад хвои происходит целым укороченным побегом.

Сосна обыкновенная однодомное раздельнополое растение. Почки удлинено-яйцевидные, острые, смолистые. Женские шишки имеют сферическую форму и среднюю длину 0,6 см, окраска варьирует от светло-красной до серо-коричневой, цвет мужских соцветий также варьирует от палевого до красного. Пыльца имеет округлую или эллиптическую форму и два больших воздушных мешка. Зрелые шишки имеют длину 3-7 см, ширину 2-3 см, форма шишек продолговатая или коническая, цвет – как правило коричневый, зеленый или серый. Семена крылатые, разноцветные (бурые, серые, пестрые, в крапинку, беловатые), средняя длина 3-4 мм, разноцветные, созревают через 18 месяцев после опыления. В зависимости от географических, климатических и экологических условий, возрастных характеристик древостоя, положения шишек в пределах кроны и их размера, масса 1000 семян варьирует от 3,7 до 8,05 г.

Корневая система сосны стержневого типа с хорошо развитыми боковыми корнями. Корневая система очень пластична и изменяется в зависимости от эдафических условий: на средне влажных и глубоких почвах – поверхностно-стержневая (хорошо развиты стержневой и боковые корни, причем последние располагаются в поверхностном горизонте) и поверхностно-стержнево-якорная (с хорошо выраженными якорными корнями, расположенными вблизи стержневого корня), на болотах и почвах с близким залеганием грунтовых вод – поверхностная (хорошо развиты поверхностные боковые корни, стержневой корень отсутствует или трудно обнаруживается). Несмотря на разнообразие в типах строения корневой системы сосны, при любом

типе строения основная масса ее корней располагается в поверхностном слое почвы до 60 см. Сосна является облигатным микотрофом – на корнях развиваются микоризы, играющие большую роль в почвенном питании.

К климату сосна не требовательна. Переносит суровые зимы в условиях резко континентального климата (до  $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$  и более), а летом сильную жару, в степях и полупустынях до  $+40\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Растет не только в районах с резко различающимся тепловым режимом, но и в местностях с резко различающимися условиями увлажнения и влажности воздуха (с количеством осадков 300 – 700 мм в год с разной испаряемостью). Устойчива против поздних весенних и ранних осенних заморозков в период роста молодых побегов (выдерживает заморозки до  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ).

Сосна светлюбивая порода, хорошо растет только без затенения. В эдафическом отношении сосна обыкновенная является довольно пластичной породой, не требовательна к плодородию почвы, растет практически на всех типах почв: от песков до болот при разной глубине залегания грунтовых вод, хорошо переносит недостаток влаги в воздухе и в почве.

При благоприятных экологических условиях наиболее интенсивно сосна растет в высоту в 15-20 летнем возрасте, при неблагоприятных – в возрасте 25-30 лет, после 50 лет прирост в высоту падает. Живет 300-350 лет и достигает к этому возрасту наибольшей высоты 48 м при диаметре 1 м.

Древесинное, лекарственное, фитонцидное, декоративное растение, используется в химической и медицинской промышленности.

### ***Лиственница Сукачева (Larix sukaczewii Dyl.)***

Лиственница Сукачева – дерево из рода лиственница (*Larix*), подсемейства лиственничные (*Laricoideae*), семейства сосновые (*Pinaceae*), порядка хвойные (*Pinales*), подкласса хвойные (*Pinidae*), класса хвойные (*Pinopsida*), отдела голосеменные (*Pinophyta*).

Эколого-биологическая характеристика лиственницы Сукачева приводится на основании литературных данных (Дылис, 1947, 1981; Тимофеев, 1961, 1977; Внедрение лиственницы..., 1968; Кулагин, 1969; Красильников, 1970; Свистун, 1970; Пугачев, 1973; Поздняков, 1975; Опыт выращивания..., 1976; Юлашев,

Морозов, 1976; Круклис, Милютин, 1977; Тимофеев, 1977; Баталов, Мартьянов, 1978; Бобров, 1978; Гетко и др., 1978; Правдин, 1979; Баталов и др., 1981, 1984; Путенихин, 1993, 2000; Schober, 1949; Putenikhin, Martinsson, 1995).

На западе граница ареала лиственницы Сукачева проходит по восточному берегу Онежского озера, далее идет севернее Архангельска к устью Мезени и Печоры, переходит полярный Урал под  $68^{\circ}$  с.ш., не доходя до устья Оби, поворачивает вниз по Оби к Иртышу и Тоболу и оттуда на запад к южным границам Урала, далее идет на север, подходит к Каме и по ней вниз на юг, затем переходит Каму, Вятку и Ветлуту севернее Казани и Йошкар-Олы и направляется севернее Вологды к Онежскому озеру (рис. 2.2.2). В пределах Республики Башкортостан лиственничники встречаются на Южном Урале и Уфимском плато, в санитарно-защитных насаждениях г. Уфы растет только в культурах.



Рисунок 2.2.2. Ареал распространения лиственницы Сукачева (по Соколов и др., 1977; <http://dendrology.ru/books/item/f00/s00/z0000008/st047.shtml>)

Дерево первой величины высотой до 50 м с пирамидальной конусовидной кроной, живет до 300-500 лет. Кора толстая, глубоко-бороздчатая, внутренние слои имеют фиолетово-бурый цвет.

Хвоя лиственницы светло-зеленая, узколинейная, у основания суженная, с тупой верхушкой, длиной 2-4 см, однолетняя. Побеги двух видов – удлиненные (ростовые) и укороченные. Удлиненные побеги различного порядка ветвления покрыты укороченными побегами, расположенными спирально (очередно) и несущими на себе пучок из 20-60 хвоинок. Укороченные побеги живут 10-12 лет, затем отмирают. Молодые побеги имеют желтовато-бурую окраску, которая с возрастом темнеет. Почки у лиственницы мелкие, яйцевидной или полушаровидной формы, покрыты многочисленными чешуями. Почки закладываются на вершинах и в пазухах хвои удлиненных побегов.

Лиственница – однодомное раздельнополюе растение. Мужские и женские цветки, собранные в колоски (шишки), появляются ранней весной, до распускания хвои. Опыление анемохорное. Мужские соцветия овально-шаровидные, желтоватые, 5-10 мм длиной, размещаются на безхвойных укороченных побегах. Пыльца не имеет воздушных мешков и летит недалеко, чем отличается от других сосновых. Женские соцветия – бледно-зеленые, кремоватые и красно-фиолетовые шишечки, крупнее мужских, стоят вертикально на вершинках укороченных побегов, у основания окружены хвоей, переходящей в кроющие чешуйки, которые в момент цветения значительно превышают семенные. Мужские соцветия количественно преобладают и размещаются в нижних и средних частях крон, женские шишки размещаются в средней и верхней частях кроны. Семена созревают в августе. Зрелые шишки опушенные, с неплотно прилегающими семенными чешуями и незаметными кроющими, легко раскрывающимися чешуями. Длина зрелой шишки 2,0-4,5 см. Шишки после вылета семян из них остаются висеть на дереве 3-4 года и даже до 10 лет.

Семена лиственницы крылатые, косо-обратнояйцевидные, 3-6 мм длиной и 3-4 мм шириной, твердые, серовато- или зеленовато-бурые. Крыло с одной стороны прямое, а с другой полого-закругленное, плотно прикрепленное к верхней части семени и к самому краю его нижней стороны и не отделяется от нее. У лиственницы Сукачева из всех лиственниц наиболее крупные семена: длина 4-7 мм, толщина 2,5-4,0 мм и вес 1000 шт. (без крылышек) 9-13 г.



Корневая система лиственницы поверхностно-стержнево-якорная (поверхностно-стержнево-гребенчатая) – стержневой и боковые корни хорошо развиты, хорошо выражены якорные корни (расположенные вблизи стержневого корня), основная масса боковых корней располагается в поверхностном горизонте почвы.

Лиственница как ботанический вид сформировалась в условиях гор и континентального климата. Это определяет ее высокую требовательность к сухости воздуха, большому количеству тепла в период вегетации и устойчивость к низким температурам в зимний период. При достаточном количестве воды в почве эти условия определяют повышенную транспирацию и ассимиляцию лиственницы, способствуют быстрому росту, прямостоятельности, устойчивости к заболеваниям.

Лиственница – светолюбивая порода, не выносит затенения, для ее выращивания нужны глубокие, свежие почвы с достаточным количеством доступной влаги, с хорошей аэрацией, с грунтовыми водами на глубине не менее 1,5-2,0 м. Лиственница по сравнению с основными хвойными лесообразователями сосной и елью характеризуется более высокой энергией и продуктивностью фотосинтеза хвои и относительно высоким количеством в ней и опаде зольных веществ и азота.

Древесинное, лекарственное, фитонцидное, декоративное растение.

#### ***Ель сибирская (Picea obovata Ledeb.)***

Ель сибирская – дерево из рода ель (*Picea*), подсемейства пихтовые (*Abietoideae*), семейства сосновые (*Pinaceae*), порядка хвойные (*Pinales*), подкласса хвойные (*Pinidae*), класса хвойные (*Pinopsida*), отдела голосемянные (*Pinophyta*)

Эколого-биологическая характеристика ели сибирской приводится на основании литературных данных (Флора СССР, 1934; Воропанов, 1950; Гроздов, 1952; Ткаченко, 1952; Толмачев, 1954; Харитонович, 1968; Правдин, 1975; Попов, 1980; Казимиров, 1983; Калинин, 1983; Факторы регуляции..., 1983; Крюссман, 1986; Шаталов, 1990; Гроздова, 1991; Попов, 1996; Путенихин и др., 2005).

Ареал ели сибирской от северо-востока европейской части страны до побережья Охотского моря. Северная граница проходит по лесотундре, южная совпадает с южной границей таежной зоны (рис. 2.2.3). В европейской части растет вместе с елью обыкновенной. Морфологически и биологически очень близкие виды и отличаются размерами дерева и шишек, формой семенных чешуи, наличием опушения на побегах ели сибирской. На территории Южного Урала и Башкирского Предуралья она находится на южной границе своего распространения. В санитарно-защитных насаждениях г. Уфы растет главным образом в культурах.



Рисунок 2.2.3. Ареал распространения ели сибирской (по Соколов и др., 1977; <http://dendrology.ru/books/item/f00/s00/z0000034/st011.shtml>)

Дерево до 30 м высотой и со стволом до 1-2 м в диаметре. Крона широкопирамидальная, ветвление мутовчатое с межмутовчатыми побегами. У одиночно стоящих и опушечных деревьев крона низко опущена. Рост в высоту сохраняется до самой старости. Различают 3 основных типа ветвления: гребенчатый, щетковиднокомпактный и плоскогоризонтальный. Также встречаются деревья с промежуточными формами ветвления. Ствол

полнодревесный, покрытый коричневой или сероватой корой. У старых деревьев кора чешуйчатая, внизу ствола бороздчатая, нередко покрытая лишайниками и водорослями, у молодых – гладкая, зелено-коричневая.

Хвоя острая, четырехгранная или ромбическая, 10-20 мм длиной и 1-2 мм толщиной, жесткая, темно зеленая, блестящая. Держится на дереве 5-10 (12) лет, опадает в течение всего года, но более интенсивно с октября по май. Молодые побеги сравнительно тонкие, опушенные, длиной 30-40 см, иногда 70-80 см.

Опыление происходит в мае-июне. Шишки яйцевидно-цилиндрические 4-8 см длиной, 1.5-2 см толщиной, с широкими, закругленными рыжеватыми сухими семенными чешуями. Репродуктивные почки, особенно женские, более крупные, достигают 7-10 мм. Шишки созревают в год опыления. Распространение семян может происходить уже осенью или в начале зимы, но как правило в конце зимы и ранней весной следующего года. Семена мелкие, 3-5 мм длиной, коричневого цвета, с крылатками, масса 1000 семян – 3-9 г. Всхожесть 30-85%. Урожайные годы повторяются через 4-8 лет. В сомкнутых насаждениях плодоношение начинается в возрасте 40-60 лет, в свободно растущих – в 25-30 лет. Мужские колоски расположены на побегах прошлого года, имеют удлиненно цилиндрическую форму. Семенные чешуи деревянистые, обратояйцевидные, цельнокрайние, по верхнему краю мелкозубчатые, выямчатые.

Живет 250-300 лет, в редких случаях 400-500 лет. В молодости ель растет очень медленно, в первый год ель вырастает всего до 4-5 см, но с 5-10 лет и в среднем возрасте растет сравнительно быстро, Примерно со 100-120 лет прирост заметно падает, а в 250-300 лет дерево усыхает, но в отдельных случаях деревья могут жить более 400 лет.

Отличительная особенность вида – распространение в широком диапазоне световых условий. Растет как при полном солнечном освещении, так и при очень сильном затенении, в том числе и под пологом материнского древостоя. Однако, ель растущая во втором ярусе (под пологом березы, осины, сосны) почти никогда не плодоносит, несмотря на достижения ею половозрелого возраста.

Ель сибирская зимо- и морозоустойчива, хорошо переносит суровые зимы с морозами до  $-50-55$  °С. Но поздние весенние заморозки в конце мая – первой половине июня ( $-5-6$  °С) могут сильно повредить молодые побеги, чаще всего боковые ветки, почки которых раньше трогаются в рост. Спокойно переносит летнюю жару до  $+35-40$  °С.

Ель сибирская к почвам сравнительно не требовательна (мезоолиготроф), значительная часть ареала лежит в области вечной мерзлоты. Растет на почвах с широким диапазоном кислотности при колебании рН от 3,5 до 7,0. Лучшими почвами считаются свежие суглинки и глины, а также пятнисто-подзолистые почвы, характеризующиеся слабокислой реакцией и высоким содержанием элементов минерального питания. По отношению к воде – мезофит, но может расти как в условиях избыточного увлажнения, так и в горах на относительно сухих, бедных, часто каменистых почвах. Вместе с тем при мощно развитом аппарате всасывающих корней взрослых деревьев ель слабо приспособлена к условиям недостаточной влагообеспеченности в засушливые сезоны вегетации с высокой напряженностью метеофакторов и с кратковременными периодами атмосферных засух.

На дренированных почвах ель сибирская имеет хорошо выраженный стержневой корень, сильно развитые якорные корни, проникающие на глубину 3,5-4 м, нередко развиваются и сравнительно глубокие вертикальные ответвления. Во влажных условиях корневая система поверхностная, в связи с чем ель является ветровальной породой, так как развивает горизонтальную корневую систему. В заболоченных условиях, а также в условиях мерзлоты, корневые системы ели становятся плоскими, расположенными в 3-5-сантиметровом слое почвы. Но в природе встречаются и достаточно устойчивые насаждения на мощных тонкозернистых песчаных, супесчаных и двучленных хорошо дренированных почвах. Корневые окончания снаружи покрыты микоризным чехлом. Микоризообразователями служат различные пластинчатые грибы, в том числе волнушки, грузди, рыжики.

Многовековое произрастание ели в разных климатических и почвенных условиях значительно усилило гетерогенность ее рода и, следовательно, полиморфизм. В районах сопряжения ареалов разных видов в результате спонтанной гибридизации появились многочисленные переходные генотипы ели. Особенно это характерно для ели сибирской и ели обыкновенной. Основная граница соприкосновения их ареалов проходит в Предуралье и здесь наблюдается разнообразие их гибридных промежуточных форм.

Древесинное, лекарственное, фитонцидное, декоративное растение, используется в химической и медицинской промышленности.

### ***Дуб черешчатый (Quercus robur L.)***

Дуб черешчатый – дерево из рода дуб (*Quercus*), подсемейства дубовые (*Quercoidae*), семейства буковые (*Fagaceae*), порядка букоцветные (*Fagales*), надпорядка гаммелисовые (*Hamamelidanae*), подкласса гаммелидиды (*Hamamelididae*), класса двудольные (*Dicotyledones*), отдела покрытосеменные (*Angiospermae*).

Эколого-биологическая характеристика дуба черешчатого приводится на основании литературных данных (Соколов, 1952; Горчаковский, 1966; Состояние и пути..., 1975; Попов, 1980; Булыгин, 1991; Тихомиров, 1991; Рубцов, Уткина, 1995; Верхунов, 1996; Кучеров, 1996; Мамаев, 2000; Губанов и др., 2003; Леса Башкортостана, 2004; Котуранов, 2005; Громадин, Матюхин, 2010; Габитова, 2012; Brasier, Scott, 1994).

Северная граница ареала дуба – Карельский перешеек и южный берег Ладожского озера, далее идет на Вологду и Киров, восточная граница – Златоуст, Белорецк и верховья р. Самары, южная граница – от устья р. Иртек проходит по бассейну р. Самары, а затем по левобережью Волги спускается на юг до 48° с. ш. и отсюда идет на запад через Ростов-на-Дону к устью Днепра, западная граница – вдоль р. Ингулец к устьям Днестра и Прута (рис. 2.2.4). Южная граница ареала дуба сильно расчленена, порой островная.

Дуб черешчатый распространен почти во всей Европе до Урала. Является типичным доминантным видом зоны широколиственных лесов на

Восточно-Европейской равнине и основной лесообразующей породой лесостепи. Изредка встречается и в подзоне южной тайги. В средней лесной зоне крупных массивов не образует. В степной зоне растет главным образом по долинам рек, и в балках, образуя долинные и балочные леса. В России границы распространения дуба черешчатого на север и восток определяются температурными факторами, на юг и юго-восток – фактором влажности. Экологические факторы, лимитирующие распространение вида, не всегда очевидны. В Башкортостане проходит восточная граница ареала дуба черешчатого, поэтому климатические условия для него суровы. В санитарно-защитных насаждениях г. Уфы образует естественные древостои, как правило в смешении с липой в первом ярусе, редко чистые.



Рисунок 2.2.4. Ареал распространения дуба черешчатого (по Соколов и др., 1977; [http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Quercus\\_robur/map/](http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Quercus_robur/map/))

Высокие листопадные деревья до 40 м высотой и до 3 м в диаметре с ветвистой кроной. Живет 300-400 лет и более. Рост в высоту прекращается в возрасте 100-200 лет, прирост в толщину, хоть и незначительный, продолжается всю жизнь. Крона густая шатроподобная или широкопирамидальная, асимметричная, раскидистая, с крепкими ветвями и толстым стволом (до 3 м в

диаметре). У молодых деревьев ствол неправильный, коленчатый, с возрастом становится прямым и цилиндрическим. В сомкнутых насаждениях кроны меньше и стволы более стройные (до 1 м в диаметре).

Кора темно-серая, черноватая, толстая. У молодых дубков кора серая, гладкая. На 20-30-м году на коре образуются более-менее глубокие трещины. У деревьев, выросших на свободе, кора до 10 см толщины. Молодые побеги пушистые, бурые или красновато-серые, блестящие, с бурыми пятнами и слегка продолговатыми чечевичками.

Листорасположение очередное, на вершине веток в виде пучков. Листья продолговатые, продолговато-обратнояйцевидные, книзу суженные или сердцевидные, часто с ушками, на вершине тупые или выемчатые, перистолопастные, крупные (40-150 мм длиной, 25-70 мм шириной), с четырьмя- семью лопастями, твердые, почти кожистые, сверху темно-зеленые, блестящие, снизу желтоватые или зеленые, с сильно выдающимися более светлыми жилками, голые с обеих сторон, с короткими черешками длиной до 10 мм, на зиму всегда опадающие. Лопастни тупые, округлые, вырезы между ними неглубокие.

Почки тупо-пятигранные, 5 мм длиной и 4 мм шириной, боковые немного мельче и отстоящие, чешуйки многочисленные, пятирядные, округленные, бурые, голые и лишь по краю реснитчатые. Все почки обычно яйцевидные, почти шарообразные, светло-бурые, на вершине округленные или тупо заостренные, листовой рубец с 7-15 следами. Верхушечные почки окружены большей частью несколькими боковыми.

Имеет рано- и позднораспускающиеся формы. У ранней («дуб летний») листья распускаются в апреле-мае, у поздней («дуб зимний») распускаются на две-четыре недели позднее. Во время сухой и теплой слабоветренной погоды лучше протекает процесс оплодотворения.

Цветение начинается у деревьев в возрасте от 40 до 60 лет. Цветет в апреле-мае одновременно с распусканием листьев. Дуб – однодомное растение, цветки однополые, очень мелкие. Тычиночные цветки собраны в длинные свисающие сережки 20-30 мм длиной, с десятью и более цветками, по два-три



вместе или одиночно на вершинах прошлогодних побегов или в нижней части молодых побегов. Женские цветки обычно располагаются на молодых побегах выше мужских.

Плод – орех (желудь) голый, гладкий, буровато-коричневый, с тонкой кожурой, продолговатой формы, (1,5-3,5 см длиной и 1,2-2 см в диаметре), на длинной (3-8 см) плодоножке. Желудь размещен в блюдце, или чашевидной мисочке – плюске (0,5-1 см длиной). Плоды созревают в сентябре-октябре. Семенное возобновление зависит от качества желудей, а также от условий произрастания и дальнейшего существования всходов, самосева и подроста. Семенные годы случаются раз в 4-6 лет. На урожайность желудей могут влиять весенние заморозки в период цветения, а также повреждение долгоносиком и плодовой жоркой, вызывающих преждевременное опадение желудей. Распространяются птицами, в основном сойками. Дуб размножается не только семенами, но и как многие лиственные древесные породы, он дает поросль от пня.

Желуди обладают хорошей всхожестью. До восьми-десяти лет сеянцы растут медленно, позже средний прирост в высоту составляет 30-35 см в год, а временами 1-1,5 м в год. В середине лета трогаются в рост вторичные («Ивановы») побеги. Рост в высоту продолжается до 120-200 лет.

Корневая система мощная, широко и глубоко уходит в почву. Это делает его эдификаторным видом в пределах зоны широколиственных лесов. Корневая система дуба обладает высокой регенеративной способностью. При обрезке довольно быстро восстанавливается как стержневой корень, так и боковые.

Дуб теплолюбив. Иногда страдает от весенних заморозков. Зимние морозы также нередко повреждают деревья на северной и восточной границе ареала. Характеризуется средней теневыносливостью. На протяжении вегетационного периода энергия роста и величина прироста дуба по диаметру за одинаковые отрезки времени все время изменяется, и в разные годы кривые, отражающие эти изменения, имеют разный вид. На фоне изменения сезонного ритма ростовых процессов изменяющиеся погодные условия оказывают влияние на деятельность камбия и рост дуба по диаметру (и по объему) на протяжении вегетационного



периода. Камбий интенсивно функционирует и прирост у дуба по диаметру увеличивается наиболее сильно при влажной и теплой погоде. При недостатке влаги в почвогрунте во время летней засухи рост дуба по диаметру может совершенно прекратиться и возобновиться снова после обильных дождей. В отношении влияния всего комплекса экологических условий на рост дуба по диаметру можно выразить закономерную связь: чем благоприятнее экологические условия произрастания дуба черешчатого, тем продолжительнее период его роста, выше энергия роста и больше прирост по диаметру (по объему) на протяжении вегетационного периода.

К почве требователен. Хорошо растет на плодородных почвах. На маломощных и бедных песчаных почвах рост замедленный. Сравнительно засухоустойчив и не выносит переувлажнения. Лучше клена, ясеня и липы выносит засоление. В пределах своего естественного ареала в лесной зоне лучше всего растет и образует высокопродуктивные чистые и смешанные насаждения на более или менее глубоких слабооподзоленных дренированных суглинистых и супесчаных дерновых почвах, постилаемых мореной, карбонатными породами, а также на аллювиальных почвах речных пойм, более дренированных, в северных условиях богатых питательными веществами и менее оподзоленных.

Древесинное, лекарственное, фитонцидное, пищевое, медоносное, красильное, кормовое, декоративное и фитомелиоративное растение.

### ***Липа мелколистная (Tilia cordata Mill)***

Липа мелколистная – дерево из рода липа (*Tilia*), подсемейства липовые (*Tilioideae*), семейства липовые (*Tiliaceae*), порядка мальвоцветные (*Malvales*), надпорядка мальвовые (*Malvanae*), подкласса дилленииды (*Dilleniidae*), класса двудольные (*Dicotyledones*), отдела покрытосеменные (*Angiospermae*).

Эколого-биологическая характеристика липы мелколистной приводится на основании литературных данных (Горчаковский, 1953, 1966, 1972, 1975; Козьяков, 1963; Шиманюк, 1964; Сукачев, 1965; Хлонов, 1965; Курнаев, 1968; Носова, 1975; Кучеров и др., 1975; Николаевский, 1979, 1998; Попов, 1980; Пряхин, Николаенко, 1981; Мамаев, 1983; Артамонов, 1986; Уткин, и др., 1995; Султанова, и др., 2001;

Воскресенская, и др., 2004; Леса Башкортостана, 2004; Кавеленова, Владимирская, 2005; Поляков, и др., 2005; Бухарина, и др., 2007; Pigott, 1989).

Северная граница ареала – в Норвегии (на 66° с.ш.), далее идет до нижнего течения р. Онеги, пересекает Сев. Двину и по ее правому берегу спускается к югу до бассейна р. Лузы, вдоль р. Сысолы вновь идет к северу до Сыктывкара, направляется к верховьям Камы и идет на восток до Иртыша (до 60° с.ш.) и по его правобережью доходит почти до Омска, далее пересекает р. Ишим (на 55° с.ш.), р. Тобол (близ устья р. Исети) и по восточному склону Уральского хребта спускается до среднего течения Урала. Южная граница от г. Орска идет на запад по левобережью Урала до г. Уральска и, обогнув с востока Общий Сырт, выходит к среднему течению Самары, по левому берегу которой подходит к Волге и вдоль ее берега спускается до г. Камышина, далее на запад идет к устью Дона, побережью Азовского моря, подходит к Днепру в районе Запорожья, пересекает Днестр и Прут. Область естественного произрастания (рис. 2.2.5) несколько сходна с ареалом дуба черешчатого, однако липа гораздо дальше, чем дуб, распространяется к северу и особенно к востоку – в районы с более суровым климатом. В санитарно-защитных насаждениях г. Уфы чаще растет в смешанных древостоях (как правило с дубом), но нередко образует и чистые древостои.

Липа – листопадное дерево, достигает высоты 20-30 м и диаметра 1,5 м. Средний возраст 200 лет, в городских условиях живет до 80-100 лет. Липа образует при условии роста в густом древостое довольно полнодревесный ствол, хорошо очищающийся от сучьев. Имеет шаровидную крону. Кора темная, на старых деревьях бороздчатая.

В первые годы жизни липа растет медленно, кустится. Лет с 3-5 рост ее ускоряется и через некоторое время часто превосходит рост дуба. В дальнейшем липа является породой, относительно медленно растущей. Примерно до 50-60-летнего возраста даже порослевая липа имеет еще относительно здоровую древесину с небольшим развитием и распространением сердцевинной гнили (*Fomes igniarius*, *F. fomentarius*), но с этого времени гниль начинает прогрессировать, и нередко уже к 100-летнему возрасту образуются дупла.

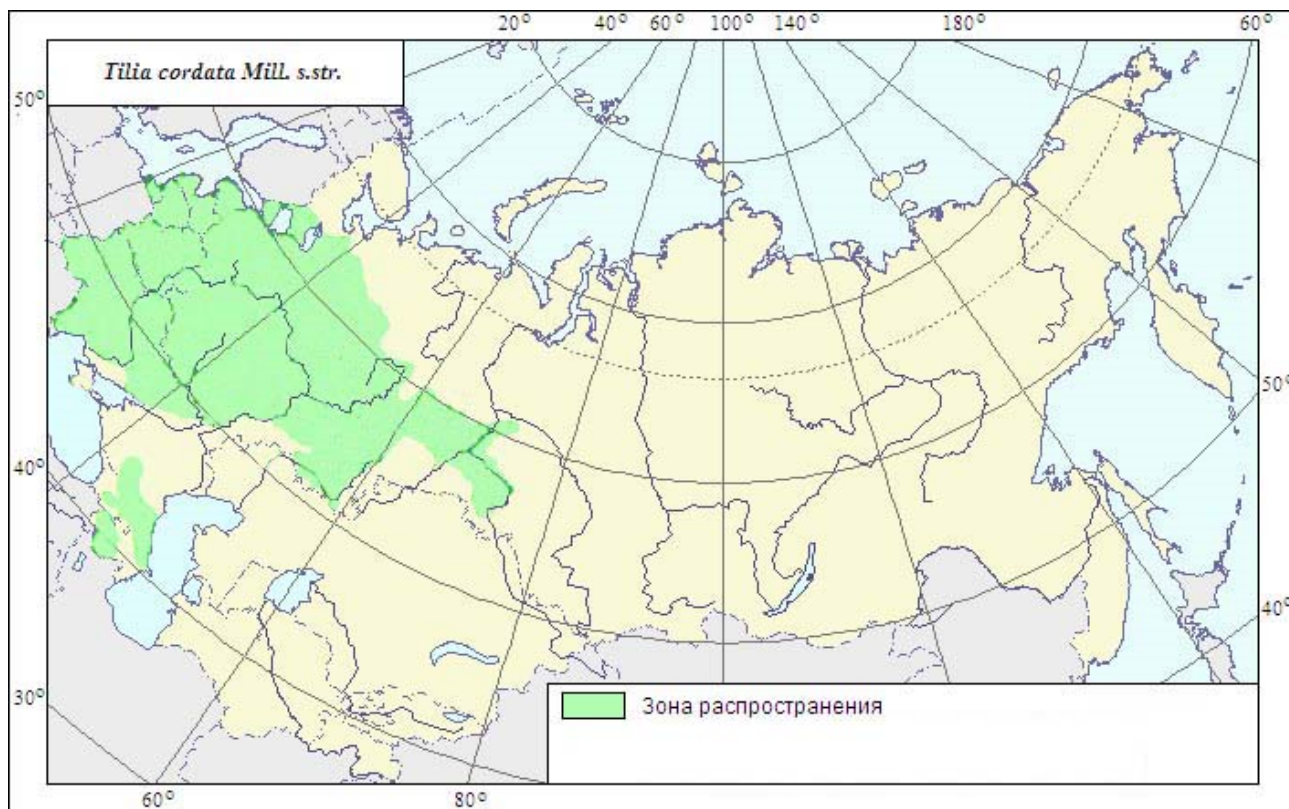


Рисунок 2.2.5. Ареал распространения липы мелколистной (по Соколов и др., 1986; [http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Tilia\\_cordata/map/](http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Tilia_cordata/map/))

Почки голые, располагаются на ветках поочередно, довольно крупные, яйцевидной формы, совершенно гладкие и блестящие. Каждая почка покрыта двумя чешуйками.

Листья очередные, широкояйцевидные или округлые, длинночерешковые, голые, по краю остропильчатые, снизу сизовато-зеленые. В углах жилок расположены пучки рыжеватых волосков. Листовые пластинки липы имеют характерную сердцевидную форму, асимметричны: одна половина листа заметно меньше другой.

Время зацветания липы служит общепризнанным индикатором наступления фенологического лета. По многолетним наблюдениям фенологов, средний срок зацветания липы начало июля. Цветки правильные, обоеполые, с двойным пятираздельным околоцветником, до 1-1,5 см в диаметре, бледно-желтые или желтовато-белые, душистые, собраны в щитовидное соцветие по 5-15 штук. Цветоносы сростаются со срединной жилкой светло-зеленых прицветников. Плоды – мелкие, почти черные одно-двухсемянные орешки слабо 4-5-гранные,

почти шаровидные или обратнойцевидные, с тонким опушенным околоплодником. Плоды созревают в августе-сентябре. Они опадают с дерева не поодиночке, а по нескольку на общей веточке. Каждая веточка снабжена широким тонким крылышком. Благодаря этому приспособлению обеспечивается кручение веточки в воздухе и замедление ее падения на землю, что способствует более широкому распространению семян от материнского растения.

Семенной подрост в липовых древостоях или в древостоях с участием липы редко появляется в значительном количестве. Под пологом леса подрост особенно медленно растет. При этом он кустится и принимает приземистую, распростертую форму, без явно выраженного верхушечного побега, впоследствии слегка стелется по земле, чему способствует навал снега. Соприкасающиеся при этом с влажной почвой ветви укореняются, и таким путем возникают довольно обычные для липы естественные отводки. Порослевая способность липы сохраняется до глубокой старости. Лишь самые крупные деревья в возрасте около 150 лет после рубки изредка перестают давать поросль от пня. Побеги поросли возникают главным образом у шейки корня и, как правило, в чрезвычайно большом количестве.

Из-за мощной корневой системы липа ветроустойчива. На корнях часто образуется микориза. Корневая система на рыхлых почвах мощная, глубокая, с довольно хорошо выраженным главным корнем и далеко распространяющимися боковыми корнями. Поэтому липа очень редко страдает от ветровала.

Мезофанерофит, весьма зимостойка и редко повреждается морозами, исключительно теневынослива. Вследствие теневыносливости липа может существовать под пологом елово-пихтового леса.

Липа довольно требовательна к почве. На бедных, сухих и на заболоченных почвах не растет или растет очень плохо. Хорошо растет на суглинистых и супесчаных, довольно богатых и свежих почвах. Более или менее удовлетворительно развивается и на песчаных почвах, если они не слишком бедны и достаточно влажны. Неплохо растет на влажных и даже сырых перегнойных почвах долин. В лесоводстве липа считается породой-почвоулучшителем, так как ее листва, богатая известью, препятствует

образованию грубого гумуса. Поэтому липа является одной из важнейших пород в водоохранно-защитных лесах.

Древесинное, лекарственное, фитонцидное, медоносное, декоративное и фитомелиоративное растение.

### ***Береза повислая (Betula pendula Roth.)***

Береза повислая – дерево из рода береза (*Betula*), подсемейства березовые (*Betuloideae*), семейства березовые (*Betulaceae*), порядка березоцветные (*Betulales*), надпорядка гаммелисовые (*Hamamelidanae*), подкласса гаммелидиды (*Hamamelididae*), класса двудольные (*Dicotyledones*), отдела покрытосеменные (*Angiospermae*).

Эколого-биологическая характеристика березы повислой приводится на основании литературных данных (Иванов, 1939; Комаров, 1944; Мегалинский, 1950; Шаблюковский, Красинский, 1950; Ткаченко, 1952; Серебряков, 1962; Гуров, 1965; Каразия, 1965; Шиманюк, 1967; Волков, 1968; Чубанов, 1968; Чуваев и др., 1973; Кулагин, 1974; Миронов, 1974; Данченко, 1975; Кривма, 1977; Соколов и др., 1977; Гроздова, 1979; Николаевский, 1979; Раскатов, 1979; Попов и др., 1980; Абатуров и др., 1982; Арусте, Реа, 1982; Коропачинский, 1983; Ермаков, 1985; Ермаков, 1986; Коноваленко, 1987; Махнев, 1987; Сродных, Менщиков, 1988; Баталов и др., 1989; Спицына, Скрипальщикова, 1991; Кулагин и др., 1997; Коновалов, Галеев, 1998, 2000; Чурагулов, Чурагулова, 1999; Коновалов и др., 2001; Спицына, Зубарева, 2001; Ветчинникова, 2004).

Северная граница ареала березы повислой достигает Норвегии, Кольского полуострова, далее проходит по берегам Белого моря. Произрастая в Азии, береза достигает Камчатки. В южной Европе береза встречается в Испании и Португалии, на Апеннинах и Родосских горах. В центральной Европе береза повислая распространена повсеместно, особенно в Европейской части России (рис. 2.2.6). В санитарно-защитных насаждениях г. Уфы образует естественные древостои, а также растет в культурах, широко используется при облесении промышленных отвалов в Предуралье и на южном Урале. Отмечена высокая популяционная изменчивость березы повислой в условиях Предуралья.



Рисунок 2.2.6. Ареал распространения березы повислой (по Соколов и др, 1980; [http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Betula\\_pendula/map/](http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Betula_pendula/map/))

Береза повислая – листопадное дерево до 30-40 м высотой и диаметром ствола до 120-150 см. Крона ажурная, развесистая, неправильной формы. У взрослых деревьев ветви обычно свисают вниз, придавая кроне плакучую форму. Кора в верхней части ствола и в нижней части старых ветвей тонкая, белая, гладкая, легко отслаивающаяся. В нижней части ствола она более темная, в старости черно-серая, толстая с глубокими продольными трещинами. Древесина безъядровая, рассеяннососудистая, желтовато-белого цвета, твердая. Деятельность камбия наблюдается в начале фазы летней вегетации.

Нарастание побегов симподиальное. Симподии образуются при подсыхании верхушечной вегетативной почки и при образовании мужского соцветия на удлиненных побегах. Укороченные побеги представлены двумя типами: симподиальные побеги с женским соцветием и укороченные моноподиальные побеги. Молодые побеги клейкие, густо покрытые восковыми железками. На побегах старых деревьев бородавок часто не бывает. Рост побегов начинается рано, однако уже в конце мая – начале июня основная часть побегов заканчивает

свой рост. Хорошо развитые почки березы плотно прикрыты слегка клейкими чешуйками, местами с восковыми пленочками.

Расположение листьев очередное. Листья у березы повислой простые яйцевидно-ромбические с широким клиновидным основанием и голым листовым черешком, по краям двояко острозубчатые, у поросли иногда сердцелистные. Боковых жилок 5-7 пар. Для березы повислой, как и для большинства древесных видов, характерен аномоцитный тип устьиц (околоустьичные клетки отсутствуют), почти все устьица располагаются на нижней стороне листа, больше всего устьиц в средней части листа, к периферии их количество снижается. Листовой рубец с тремя следами.

Береза повислая – дерево однодомное, цветет в мае одновременно с распусканием листьев. Цветки раздельнополые, собраны в сережки. Плоды – продолговато-эллиптические орешки с 2 широкими перепончатыми крыльями. Плодоносить начинает на открытых местах с 10-12 лет, в древостоях – с 15-20 лет. Наибольшая степень плодоношения наблюдается к 50 годам. В молодом возрасте береза способна размножаться порослью от пня.

Березы имеют довольно большую корневую систему, которая получает влагу и питательные вещества из верхних слоев почв, поэтому растительность под березами скудная. Корневая система березы повислой сильно развитая, но на маломощных почвах поверхностная, поэтому деревья нередко подвергаются ветровалу. На корнях березы повислой развивается микориза.

Береза повислая относится к видам лесостепной экологии. К климату довольно неприхотлива, холодоустойчива и жаровынослива, нетребовательна к почвенному плодородию, умеренно требовательна к влажности грунта, выносит высокую кислотность и повышенную до некоторой степени щелочность почв. Береза – одна из наиболее светолюбивых древесных пород. Пионерная роль березы обусловлена сравнительно малой ее требовательностью к условиям произрастания, обильным и ежегодным плодоношением, летучестью плодов и высокой всхожестью семян. Всходы березы повислой светолюбивы и не переносят заглушения травой, поэтому особенно часто появляются на месте



костров, на горях и запущенных пашнях.

Культуры березы широко используются в озеленении, защитном лесоразведении и лесном хозяйстве. Древесинное, лекарственное, фитонцидное, декоративное и фитомелиоративное растение.

### **2.3. Техногенное загрязнение района исследований и выделение функциональных зон**

Древостой санитарно-защитной зоны УПЦ начиная с 40-х годов прошлого столетия находятся в условиях хронического интенсивного техногенного загрязнения. Ведущие промышленные мощности северного промузла: нефтеперерабатывающая, включающая в себя три нефтеперерабатывающих завода – ОАО «Уфанефтехим», ОАО «Уфимский НПЗ», ОАО «Ново-Уфимский НПЗ»; химическая, крупным представителем которой является ОАО «Уфаоргсинтез»; машиностроение и металлообработка представлены ОАО «Уфимское моторостроительное производственное объединение», и др. На рисунке 2.3.1 представлены поля концентрации некоторых загрязняющих веществ. Согласно розе ветров в районе исследования преобладают ветры южного направления, однако выбросы загрязняющих веществ распространяются на значительную часть городской зоны с постепенным уменьшением концентрации (Государственный доклад..., 2020).

Динамика объемов выбросов загрязняющих веществ от стационарных и передвижных источников с 1980 по 2019 годы (Государственный доклад..., 2020) представлена на рисунке 2.3.2, из которого видно, что за последние 39 лет наблюдается постепенное, но существенное снижение уровня загрязнения. Начиная с 1990-х годов имеются периоды снижения объемов выбросов загрязняющих веществ: в начале 1990-х гг. снижение связано с глубоким финансово-экономическим кризисом и падением объемов производства, в начале 2000-х гг. – с введением в эксплуатацию новых и современных очистных сооружений на предприятиях УПЦ.



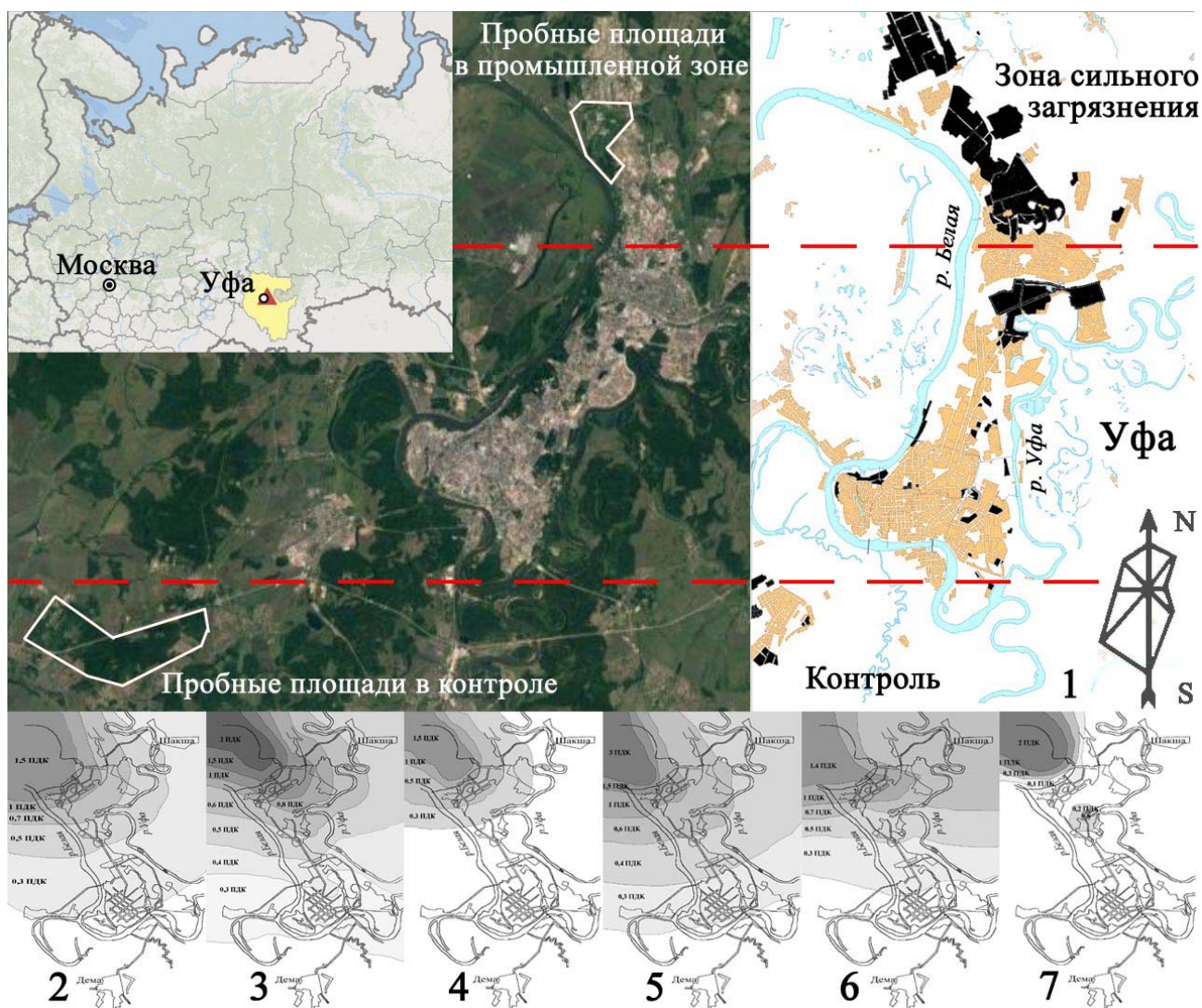


Рисунок 2.3.1. Расположение района исследований и схема его деления на зоны (1) и поля концентраций некоторых загрязняющих веществ на территории УПЦ (2 – углеводороды; 3 – двуокись серы; 4 – кислоты (серная, соляная, азотная); 5 – сероводород; 6 – пятиокись ванадия; 7 – бутанол).

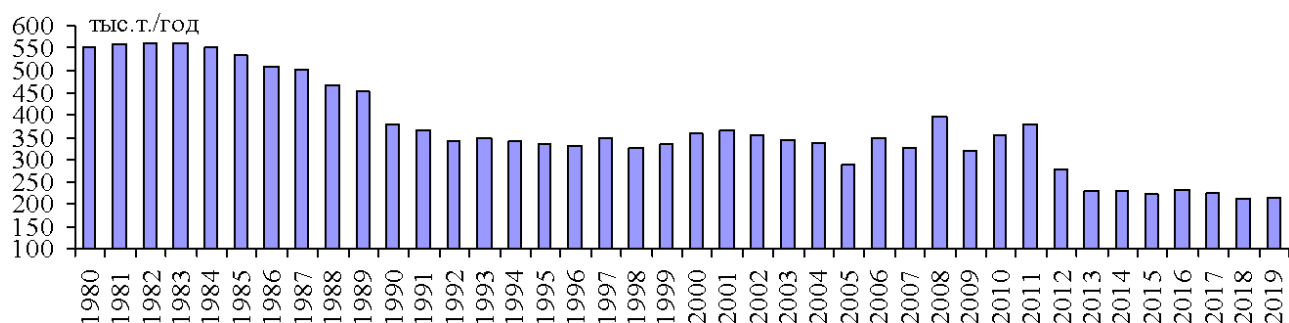


Рисунок. 2.3.2. Динамика суммарных объемов выбросов загрязняющих веществ от стационарных и передвижных источников в г. Уфа за период 1980-2019 гг., тыс.т.

Основываясь на приведенных выше данных о загрязненности атмосферы, а также в зависимости от удаленности от нефтехимических предприятий и розы

ветров, район исследований был условно разделен на 2 зоны (рис. 2.3.1): зона сильного загрязнения и контроль. Для каждого древесного вида было выделено 2 участка древостоя (по одному в каждой зоне) наиболее близких по возрасту (в пределах класса возраста), условиям произрастания и таксационным показателям, в которых были заложены пробные площади: в зоне сильного техногенного загрязнения в 300 м от нефтеперерабатывающих заводов, контроль – в южной части города, 50 км от нефтеперерабатывающих заводов.

#### **2.4. Обоснование выбора объектов исследований, таксационная характеристика древостоев, описание почв древостоев**

Объектами исследований служили лесные культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) и естественные древостои дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), березы повислой (*Betula pendula* Roth) и липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), произрастающие в пределах зеленой зоны г. Уфы. Выбор данных объектов исследования обусловлен несколькими положениями:

1. Эти виды являются основными лесообразователями района исследования. В настоящее время лесистость территории Республики Башкортостан составляет 39,9% (в среднем по России – 46,6%). Лесные земли занимают 92,5% общей площади лесов (из них лесопокрываемые – 97,7%, не покрываемые лесом – 2,3%), нелесные земли – 7,5%. Основными лесообразующими породами являются береза, липа, сосна, осина, ель, дуб, лиственница. Они занимают около 88,6% площади, покрытой лесной растительностью, в том числе лесообразующие мягколиственной группы – 68,7%, хвойной – 22,1%, твердолиственной – 8,8%. Древостоями березы, ольхи черной занято 31,3%, липы – 22,1%, сосны – 15,2%, осины – 14,7%, ели, пихты – 6,0%, дуба – 5,0%, лиственницы – 1% площади лесопокрываемых земель (Государственный доклад..., 2020).

2. Данный подбор объектов исследований позволяет выявить общие закономерности и видоспецифические различия по отношению к промышленному загрязнению не только между хвойными и лиственными древесными видами, но в пределах хвойных видов – между светлохвойными и темнохвойными древесными

породами, а в пределах лиственных видов – между твердолиственными и мягколиственными древесными видами.

3. Согласно различным литературным источникам, эти древесные виды характеризуются разной степенью газоустойчивости, однако отсутствуют сведения об их устойчивости и адаптивных реакциях к нефтехимическому загрязнению.

Краткая таксационная характеристика объектов исследования представлена в таблице 2.4.1. Как видно из таблицы, таксационные характеристики древостоев в условиях загрязнения и в контроле очень близки: формула древостоя по главной породе различается только у ели и лиственницы, но не более чем на единицу, различия в возрасте древостоев не превышают класса возраста (что в лесоведении считается допустимым при сравнении разновозрастных древостоев), средний диаметр различается не более чем на одну ступень толщины, различия в высоте не достигают 10 м и колеблются в пределах от 1 до 7 м, значительные различия в полноте древостоев обнаруживаются только у дуба, где редколесье в условиях промышленной зоны обусловлено холмисто-овражным рельефом. Таким образом, корректность подбора объектов исследований очевидна.

Таблица 2.4.1. Краткая таксационная характеристика древостоев на пробных площадях в районе УПЦ.

Древесная порода	Местоположение	Формула древостоя	Средний возраст, лет	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Полнота
Сосна	промзона	10С	57	24	18	0,8
	контроль	10С	74	26	25	0,7
Лиственница	промзона	9Лц 1С	60	30	20	0,8
	контроль	10Лц	73	32	27	0,8
Ель	промзона	9Е 1Лп	46	24	20	1,0
	контроль	10Е	59	24	22	1,0
Дуб	промзона	8Д 1Лп 1Кл+В	61	24	18	0,5
	контроль	8Д2Лп +Б	72	26	19	0,9
Липа	промзона	10Лп +Д	37	16	14	0,7
	контроль	10Лп +Д	37	17	15	0,7
Береза	промзона	10Б	61	20	28	0,8
	контроль	10Б	53	23	35	0,8

Классификация почв и диагностика генетических горизонтов проводилась нами в соответствии с «Субстантивно-генетической классификацией и

диагностикой почв России» (Шишов и др., 2004). Почвообразующими породами района исследований являются делювиальные и элювиально-делювиальные отложения. Ниже приведены морфологические описания почв района исследований.

<b>Зона сильного загрязнения</b>	
О 0-2 см	Лесная подстилка, растительные остатки (частично разрушенные).
АУ 3-25 см	Темно-серый, сухой, средний суглинок, мелко-средне-ореховатый, включения корней, переход постепенный
ВЕЛ 25-39 см	Серый, сухой, средний суглинок, мелко-ореховатый, включения корней и мелкой щебенки, гипса, вскипает от 10% соляной кислоты, переход постепенный
ВТ 39-60 см	Серовато-коричневый, влажноватый, суглинок, мелко-средне комковатый, вскипает от 10% соляной кислоты, переход заметный
D 60-80 см	Плотная щебенка гипса.
<b>Контроль</b>	
О 0-3 см	Лесная подстилка, растительные остатки.
АУ 3-24 см	Серый, сухой, средний суглинок, мелко-средне-ореховатый, переплетен корнями, переход постепенный
ВЕЛ 24-37 см	Серый, сухой, средний суглинок, крупно-средне-ореховатый, переплетен корнями, переход постепенный
ВТ 37-49 см	Серовато-коричневый, влажноватый, суглинок, средне-крупно комковатый, включения мелкой гальки, переход постепенный
С 49-110 см	Рыжевато-коричневый, влажноватый, тяжелый суглинок, плотный,

Почвенный покров исследуемых древостоев представлен серыми почвами (Haplic Greyzems), характеризующимися очень слабыми признаками оподзоливания и неглубоким залеганием карбонатов. По содержанию гумуса почвы района исследований относятся к среднегумусовым почвам 4-6 % (табл. 2.4.2). В контроле степень гумусированности изменяется от 4,08% в горизонте АУ и до 0,68% в горизонте С, а в зоне сильного загрязнения она несколько выше – от 5,19% в горизонте АУ и до 1,45% в горизонте ВТ. Отмечается относительно высокое содержание щелочно-гидролизуемого азота и наблюдается рост этого показателя от 294 мг/кг в контроле до 364 мг/кг в зоне сильного загрязнения. При этом почвы характеризуется низкой обеспеченностью подвижным фосфором и валовым фосфором: в поверхностных слоях почвы подвижный фосфор изменяется от 4,0 мг/100 г в контроле до 3,9 мг/100г в зоне сильного загрязнения, а валовой фосфор – от 100,4 мг/кг в контроле до 141,4 мг/кг в зоне сильного загрязнения. Кислотность почвы характеризуется слабокислой реакцией среды в контроле (рН

H<sub>2</sub>O – 6,18), которая сдвигается до 6,74 единиц pH в зоне сильного загрязнения. Содержание ионов Ca<sup>2+</sup> и Mg<sup>2+</sup> в поверхностных слоях почвы варьирует от 34 мг-экв/100 г в контроле до 57 мг-экв/100 г в зоне сильного загрязнения и от 11 мг-экв/100 г в контроле до 13 мг-экв/100 г в зоне сильного загрязнения соответственно. Среди поглощенных оснований преобладают ионы Ca<sup>2+</sup>.

Таблица 2.4.2. Химические свойства почв древостоев на территории УПЦ  
(жирным шрифтом выделены статистически значимые различия)

Параметры	Горизонт	Зона сильного загрязнения	Контроль
Гумус, %	О – АУ	<b>5,19±0,03*</b>	<b>4,08±0,03*</b>
	BEL	<b>3,14±0,02*</b>	<b>2,13±0,04*</b>
	BT	1,45±0,04	1,24±0,05
N щелочно-гидролизуемый, мг/кг	О – АУ	<b>364±4,6*</b>	<b>294±0,58*</b>
	BEL	<b>112±1,73*</b>	<b>126±1,15*</b>
	BT	<b>84±1,15*</b>	<b>70±0,58*</b>
P валовый, мг/кг	О – АУ	<b>141,4±0,15*</b>	<b>100,4±0,76*</b>
	BEL	<b>118,9±0,06*</b>	<b>147,5±0,54*</b>
	BT	<b>106,6±0,12*</b>	<b>86,1±0,12*</b>
P подвижный, мг/100 г	О – АУ	<b>3,9±0,04*</b>	<b>4,1±0,15*</b>
	BEL	<b>5,3±0,09*</b>	<b>4,0±0,12*</b>
	BT	4,5±0,03	5,5±0,17
pH (H <sub>2</sub> O)	О – АУ	<b>6,74±0,01*</b>	<b>6,18±0,01*</b>
	BEL	<b>7,26±0,006*</b>	<b>5,68±0,006*</b>
	BT	<b>7,46±0,006*</b>	<b>5,67±0,006*</b>
Ca <sup>2+</sup> , мг-экв 100 г	О – АУ	<b>57±1,73*</b>	<b>34±1,16*</b>
	BEL	<b>51±1,16*</b>	<b>34±1,0*</b>
	BT	<b>44±1,73*</b>	<b>34±1,53*</b>
Mg <sup>2+</sup> , мг-экв 100 г	О – АУ	13±0,58	11±1,16
	BEL	10±1,16	10±1,53
	BT	10±1,53	13±0,58
Нефтепродукты, мг/кг	О – АУ	<b>580±7,51*</b>	0
	BEL	<b>470±4,62*</b>	0
	BT	<b>80±1,16*</b>	0

\*различия между загрязнением и контролем достоверны при p=0,05.

Почвы зоны сильного загрязнения характеризуются наличием в них нефтепродуктов. В зоне сильного загрязнения наибольшее содержание нефтепродуктов наблюдается в гумусово-аккумулятивном горизонте АУ (до 580 мг/кг) с последующим незначительным их уменьшением по мере углубления – до



80 мг/кг в горизонте ВТ. В контроле содержания нефтепродуктов не обнаружено. Между содержанием нефтепродуктов и гумусом в зоне сильного загрязнения наблюдается положительная корреляция ( $r= 0,93$ ), аналогичная ситуация в зоне сильного загрязнения наблюдается по соотношению нефтепродуктов и азота ( $r= 0,85$ ). Таким образом, в условиях загрязнения наблюдается значительное увеличение содержания в почве нефтепродуктов, а наличие нефтепродуктов в почве ведет к увеличению уровня содержания азота и гумуса, что вероятнее всего связано с деятельностью заводов и выбросами продукции переработки нефти и его аккумуляцией в течение нескольких десятилетий на поверхности почвы. Аналогичные результаты были показаны ранее (Кахаткина и др., 1986; Кодина, 1988; Халимов и др., 1996), где отмечалось, что при загрязнении нефтью увеличивается в 1,5-3 раза абсолютное содержание органических соединений, не растворяющихся в процессе фракционирования гумуса или так называемого негидролизующего остатка. Было установлено, что чем сильнее выражено нефтяное загрязнение и больше срок взаимодействия нефти с почвой, тем в большей степени происходит возрастание содержания негидролизующего остатка за счет углеводов нефти. Новообразованные высокомолекулярные соединения могут закрепляться в почве в виде прочного органоминерального комплекса, и не извлекаться из почвы органическими растворителями.

Таким образом, повышенное содержание гумуса и щелочно-гидролизующего азота в зоне сильного загрязнения по сравнению с контролем объясняется наличием в почве остаточных продуктов нефтепереработки, а также их поступлением в виде растворов углеводов различных классов (остаточных продуктов обессоливания и очистки) с территорий заводов. На такие параметры как кислотность почвы, содержание валового и подвижного фосфора, ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$  промышленное загрязнение практически не оказывает никакого влияния и изменения значений этих параметров несущественны.

## **2.5. Методы исследований**

**Таксация леса.** Закладка пробных площадей проводилась согласно принятым в лесоведении методикам. Определялись следующие таксационные

показатели: высота дерева (с помощью эклиметра ЭВ-1 (Россия) с точностью до 0,1 м), диаметр ствола на высоте 1,3 м (с помощью мерной вилки Mantax Precision Blue MA 800 Haglof, Sweden с точностью до 0,5 см), возраст дерева (с помощью возрастного бура Suunto, Finland). Перечет деревьев велся по 2-х сантиметровым ступеням толщины (Сукачев, 1966; Клейн, Клейн, 1974; Методы..., 2002). Определение объемов древесных стволов производилось по стандартным таблицам Справочника лесоведа (1959) «Объемы стволов в коре в м<sup>3</sup>...».

***Морфологические исследования хвои/листьев и побегов.*** Хвоя и листья для морфологических исследований собирались с нижней части кроны южной экспозиции дерева в течение вегетационного периода (май, июнь, июль, август) с последующей гербаризацией (минимум 60 образцов). В камеральных условиях у 20 образцов из каждой партии измерялись следующие параметры: длина хвои/листа (мм), ширина хвои/листа (мм), площадь хвои (мм<sup>2</sup>) / листа (см<sup>2</sup>), масса 100 абсолютно сухих хвойных метамеров / абсолютно сухого листа (мг). Длину побегов текущего года генерации (см) измеряли на меченных побегах непосредственно на растущих деревьях в полевых условиях, повторность – 20 побегов. Длину хвои/листа, ширину хвои/листа и длину побегов определяли при помощи штангенциркуля с точностью до 0,01 мм. В качестве ширины хвои сосны и лиственницы принята наибольшая ширина хвоинки (рис. 2.4.1А, 2.4.1Б). В качестве ширины хвои ели принята сумма длин двух сторон ромба ( $l_1+l_2$ ) поперечного сечения хвоинки (рис. 2.4.1В), вычисленная по формуле:

$$b = 2\sqrt{\left(\frac{d_1}{2}\right)^2 + \left(\frac{d_2}{2}\right)^2},$$

где  $d_1, d_2$  – взаимно перпендикулярные диагонали сечения хвоинки на ее середине, мм.

В качестве длины листовой пластинки принимали отрезок от верхушки листа до места прикрепления к нему черешка. В качестве ширины измеряли самый протяженный из отрезков, проведенных перпендикулярно тому, что был принят за длину листа. Площадь листовой поверхности измеряли методом «палетки» – каждый лист перечерчивали на миллиметровую бумагу и

подсчитывали площадь каждой отдельной фигуры, входящей в состав листа (Клейн, Клейн, 1974; Тамм, 1977; Методы ..., 2002).

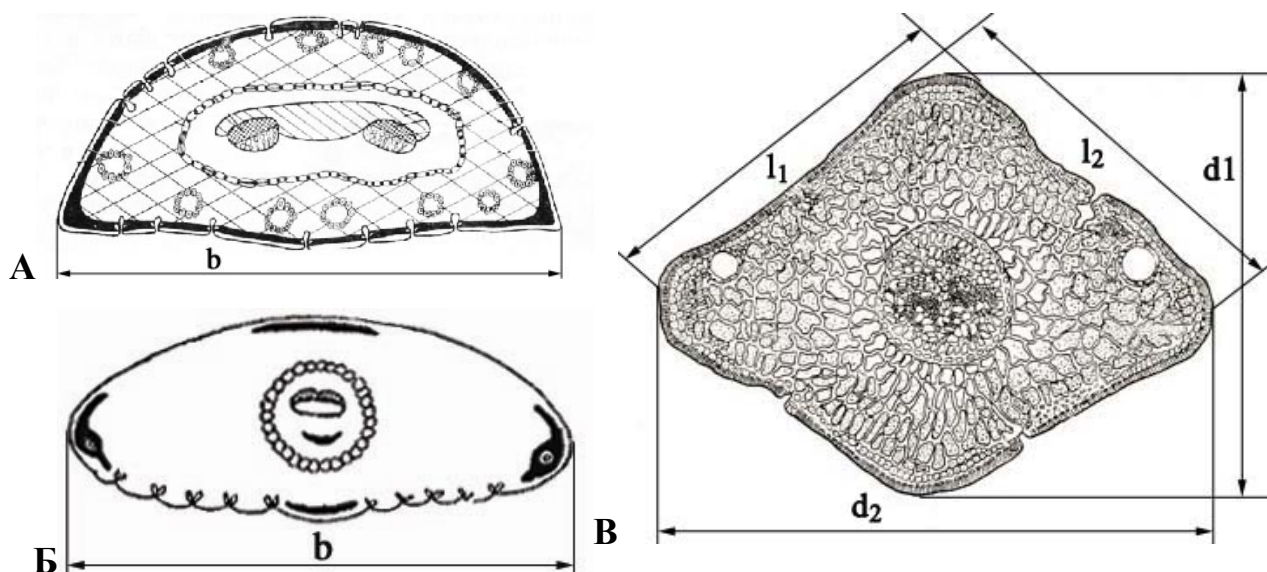


Рисунок 2.4.1. Схема измерения морфологических параметров хвои сосны (А), лиственницы (Б) и ели (В). Условные обозначения:  $b$  – наибольшая ширина хвоинки,  $d_1$ ,  $d_2$  – взаимно перпендикулярные диагонали сечения хвоинки на ее середине,  $l_1$ ,  $l_2$  – стороны ромба на середине хвоинки.

Для вычисления площади хвоинки сосны использована формула Л.А. Иванова (Базилевич и др., 1978):

$$S = 5,14l\left(\frac{a}{2} + \frac{b}{4}\right),$$

где 5,14 – постоянный коэффициент, полученный опытным путем;  $l$  – длина хвоинки, мм;  $a$  – толщина хвоинки на ее середине, мм;  $b$  – ширина хвоинки на ее середине, мм.

Для вычисления площади хвоинки ели использована формула Л.А. Иванова (Базилевич и др., 1978):

$$S = 2l\sqrt{d_1 + d_2},$$

где  $l$  – длина хвоинки, мм;  $d_1$ ,  $d_2$  – взаимно перпендикулярные диагонали сечения хвоинки на ее середине, мм.

Для вычисления площади хвоинки лиственницы использована формула (Жидкова, Феклистов, 2001):

$$S = k \times l \times b,$$



где  $k$  – коэффициент ( $k = 1,724$ );  $l$  – длина хвоинки, мм;  $b$  – наибольшая ширина хвоинки, мм.

**Исследования водного обмена хвои/листьев.** Исследования проводились в полевых условиях непосредственно на пробных площадях в древостоях. Для проведения исследований выбирались дни без осадков с приблизительно равномерной облачностью и температурой атмосферного воздуха в течение дня. Согласно литературным источникам (Иванов, 1950; Бейдеман, 1956), для проведения анализа водного обмена древесных наряду с гидро и метеорологическими показателями атмосферного воздуха необходимым условием является непрерывная сезонная регистрация гидро и метеорологических показателей почвы. На момент проведения исследований средняя  $t_{\text{воздуха}}$  в период с мая по август находилось в пределах  $+21\text{ }^{\circ}\text{C}$  -  $+25\text{ }^{\circ}\text{C}$ , среднее атмосферное давление воздуха составляло 749-752 мм рт. ст., средняя влажность воздуха 60-62%. Средняя  $t_{\text{в поверхностных слоях почвы}}$   $+14\text{ }^{\circ}\text{C}$  -  $+16\text{ }^{\circ}\text{C}$ , средняя влажность почвы на глубине 0-10 см составляла 46%. Наиболее пригодным для полевых экологических исследований является метод быстрого взвешивания только что срезанных целых растений или их частей. Так как наибольшее количество водяного пара выделяется через устьица, а самое максимальное количество их располагается именно в хвое и листьях, многие исследователи в практике используют измерения укороченных побегов и цельных листьев (Бейдеман, 1956; Бендер и др., 2009). Повторность – по 20 листьев (у лиственных видов), метамеров ели, укороченных побегов с двумя хвоинками сосны, укороченных побегов с пучком хвоинок лиственницы текущего года генерации из нижней части кроны с южной стороны дерева. В последнюю декаду каждого месяца проводились измерения: интенсивность транспирации (ИТ), относительное содержание воды (ОСВ), дефицит водного насыщения (ДВН). Измерения проводились: утром – с 8:00 до 10:00 ч, в полдень – с 12:00 до 14:00 ч и вечером – с 16:00 до 18:00 ч. ИТ определялась методом быстрого взвешивания образцов, на торсионных весах (Techniprot Pruszkov) с последующим экспонированием на рассеянном свете в течение 3 минут и повторным взвешиванием. Расчет ИТ – в мг

воды на 1 г сырого веса за 1 час (мг/г·час). Исследования ОСВ и ДВН образцов проводились методом быстрого взвешивания на торсионных весах с последующим экспонированием на рассеянном свете в эксикаторе с погруженными в воду образцами в течение 3 часов и повторным взвешиванием. Кроме того, для вычисления ОСВ определяли вес абсолютно сухих образцов. Для этого образцы помещались в термосушильный шкаф на две недели при температуре +60 °С. Расчет показателей ОСВ и ДВН – в процентах (%) (Иванов, 1950; Бейдеман, 1956).

**Исследования пигментного комплекса хвои/листьев.** Для определения содержания пигментов отбиралась хвоя и листья текущего года генерации из нижней части кроны с 20 модельных деревьев пробной площади в последнюю декаду каждого месяца вегетационного периода с 11:00 – 14:00 ч. Хвоя и листья измельчались и тщательно перемешивались для получения усредненных данных для всей пробной площади на данный месяц. Навески массой 0,1 г заливали 10 мл 96%-го этилового спирта и выдерживали в течение 12 часов в темном помещении во избежание разрушения пигментов. Концентрацию пигмента в вытяжке определяли при помощи спектрофотометра КФК – 5М (Россия), а его содержание в хвое (в мг/г сырой массы хвои) рассчитывали с учетом объема вытяжки и массы пробы (Бажанова, Сапожников, 1964; Методы..., 1978; Чупахина, 2000).

Содержание пигментов в листьях рассчитывали по следующим формулам:

$$C_{\text{хлорофилл } a} = 13,7 \cdot D_{665} - 5,76 \cdot D_{649};$$

$$C_{\text{хлорофилл } b} = 25,8 \cdot D_{649} - 7,6 \cdot D_{665};$$

$$C_{\text{каротиноиды}} = 4,695 \cdot D_{440,5} - 0,268 \cdot (C_{\text{хлорофилл } a} + C_{\text{хлорофилл } b});$$

где  $D_{665}$ ,  $D_{649}$ ,  $D_{440,5}$  – показатели оптической плотности спиртового раствора при соответствующих длинах волн (665, 649 и 440,5 нм).

Установив концентрацию пигмента в вытяжке, определяют его содержание в исследуемой навеске с учетом объема вытяжки и массы пробы:

$$A = \frac{V \cdot C}{P \cdot 1000} \text{ [мг/г сыр. массы]}$$

где  $A$  – содержание пигмента в растительном материале, [мг/г сыр. массы];

$V$  – объем вытяжки, [л];  $C$  – концентрация пигмента, [мг/л];  $P$  – навеска растительного материала, [г].

Также были рассчитаны соотношения пигментов «Хл  $a$  / Хл  $b$ » и «(Хл  $a$  + Хл  $b$ ) / Каротиноиды» и достоверность различий между содержанием пигментов в условиях загрязнения и в контроле по критерию Стьюдента.

#### ***Оценка аккумуляции тяжелых металлов в хвое/листьях и в почве.***

Интерес к изучению аккумуляции металлов в условиях нефтехимического загрязнения определяется длительным производством и использованием в районе исследования этилированного бензина, процесс отказа от использования которого в России начался с конца 1970-х годов и завершился в 2000-е годы. Значительный вклад в загрязнение металлами вносят производство и использование мазута и дизельного топлива, а также функционирование в районе исследования трех ТЭЦ, которые, как известно, являются серьезными источниками загрязнения воздушной среды и почв тяжелыми металлами. Производство лакокрасочных материалов и пластика также способствует загрязнению территорий металлами. Данные положения определяют актуальность проведенных исследований для УПЦ.

Отбор почвенных образцов для определения содержания ТМ проводили методом «конверта» с каждого участка в соответствии с ГОСТ 17.4.2.01-81 (2008) и ГОСТ 17.4.3.01-85 (2008) до глубины 1 м по 10 см слоям. Листья и хвоя текущего года генерации отбирались из нижней части кроны с южной стороны деревьев (по направлению господствующих ветров) в конце августа рандомизированно. В условиях контрольно-аналитической лаборатории определялось содержание в пробах Cu, Cd, Zn, Fe, Pb методом пламенной атомно-абсорбционной спектроскопии (атомно-абсорбционный спектрофотометр ААС-3, CarlZeissJena). Повторность – 10 проб. Метод основан на кислотной минерализации навески пробы и последующем атомно-абсорбционном определении поглощения каждого элемента при введении в пламя ацетилен-воздух градуировочных растворов и анализируемых проб (Брицке, 1982). Полученные данные по содержанию ТМ в горизонтах почвенных разрезов были усреднены отдельно для зоны загрязнения и для контроля. При оценке

накопления металлов в хвое и листьях относительно содержания металлов в почве древесные виды разделены на «аккумуляторы» (содержание металла в хвое и листьях в несколько раз превышает его содержание в почве) «индикаторы» (содержание металла в хвое и листьях соответствует его содержанию в почве) и «исключатели» (поддерживается низкая концентрация металла в хвое и листьях, несмотря на его высокую концентрацию в почве) (Титов и др., 2011).

*Дендрохронологические исследования.* Дендрохронологические исследования и выбор модельных деревьев на конкретных участках осуществлялся по общепринятым методикам. У каждого модельного дерева на высоте до 0,5 м с помощью возрастного бура Suunto (Finland) отбирались керны, по одному керну с южной экспозиции ствола. Минимальный размер выборки – 20 модельных деревьев на каждой пробной площади. Для датировки и измерения ширины годичных колец использовали стереоскопический микроскоп-бинокляр МБС-1, снабженный окуляр-микрометром и измерительной лупой с точностью измерений – 0,05 мм. Датировка годичных колец – методом перекрестной датировки. Поскольку в рядах изменчивости абсолютных величин прироста деревьев содержатся самые различные неклиматические сигналы, то в дендрохронологии разработана методика, позволяющая исключать, или, по крайней мере, сильно снижать их влияние при помощи вычисления индексов прироста. Данный метод широко используется в климатических реконструкциях за длительные периоды времени, однако не целесообразен для целей наших исследований, поэтому наши данные представлены в абсолютных значениях (мм) для выявления именно неклиматических сигналов. Вычислялись и оценивались следующие параметры: достоверность различий между приростами по критерию Стьюдента ( $t$ ); корреляция рядов радиального прироста с суммой летних положительных температур ( $r_t$ ), суммой летних осадков ( $r_{oc}$ ), числами Вольфа ( $r_W$ ), динамикой ежегодного плодоношения ( $r_{пл}$ ) и суммарными годовыми объемами выбросов загрязняющих веществ от стационарных и передвижных источников ( $r_3$ ); коэффициент чувствительности ( $K$ ) рядов радиального прироста. Чем выше  $K$ , тем более сильный климатический сигнал содержится в древесно-кольцевых

хронологиях. Серия колец считается чувствительной, когда средний коэффициент чувствительности ( $K_s$ ) больше 0,3 (Комин, 1970; Ваганов, Терсков, 1978; Ловелиус, 1979; Антанайтис, Загреев, 1981; Фильрозе, 1987; Веретенников, 1992; Матвеев и др., 2009; Табакова и др., 2011; Тишин, 2011). Для оценки силы связи корреляционных отношений использовалась следующая шкала: 0,01-0,3 – «очень слабая», 0,31-0,5 – «слабая», 0,51-0,7 – «средняя», 0,71-0,9 – «сильная», 0,91-1 – «очень сильная».

Для выявления возрастных особенностей роста ряды радиального прироста были преобразованы в ряды прироста по площади поперечного сечения ствола ( $\text{см}^2$ ), динамика которого наглядно отражает специфику накопления стволовой биомассы деревом в его онтогенезе. Для выделения на кривой площади поперечного сечения прироста участков со сходной динамикой изменения прироста использовали логарифмирование, которое подтверждает наличие этапов с определенной скоростью роста, а также переходов между ними, когда скорость роста резко изменяется. Данные участки со сходной динамикой изменения прироста (аппроксимируемые уравнениями прямых) определяют онтогенетические периоды растений, а переходы между ними – границы периодов. Изломы в пределах онтогенетических периодов указывают на стрессовое воздействие внешних факторов (Николаева, Савчук, 2009).

При выделении онтогенетических периодов ориентировались на данные исследований возрастной биологии рассматриваемых видов. Так, была принята следующая периодизация онтогенеза:

– для сосны – ювенильный ( $j$ ), виргинильный ( $v$ ), вегетативно-генеративный ( $v_g-g$ ), генеративный ( $g$ ), сенильный ( $s$ ) периоды (Санников, 1976);

– для ели – ювенильный ( $j$ ), имматурный1 ( $im_1$ ), имматурный2 ( $im_2$ ), виргинильный ( $v$ ), генеративный ( $g$ ), сенильный ( $s$ ) периоды (Романовский, 2001);

– для дуба и липы – ювенильный ( $j$ ), виргинильный ( $v$ ), генеративный ( $g$ ), сенильный ( $s$ ) периоды (Куперман, 1962; Мартьянов и др., 2002). Виргинильное и генеративное возрастные состояния разделены на три подгруппы – молодое ( $v_1$ ), зрелое ( $v_2$ ), старое ( $v_3$ ) и молодое ( $g_1$ ), зрелое ( $g_2$ ), старое ( $g_3$ ).

К сожалению, на сегодняшний день для лиственницы и березы в литературных источниках отсутствуют какие-либо данные по детальной периодизации онтогенеза, поэтому при выделении периодов основывались на характере изменения кривой десятичного логарифма площади поперечного сечения прироста и общепринятой периодизации онтогенеза для древесных растений (Санников и др., 2012). Таким образом:

– у лиственницы условно выделены ювенильный (*j*), виргинильный (*v*), генеративный<sup>1</sup> (молодое) (*g<sub>1</sub>*), генеративный<sup>2</sup> (зрелое) (*g<sub>2</sub>*), генеративный<sup>3</sup> (старое) (*g<sub>3</sub>*), сенильный (*s*) периоды;

– у березы условно выделены такие же онтогенетические периоды и подгруппы возрастных состояний, как и у дуба с липой.

Материалы по сумме положительных летних температур и сумме летних осадков представлены по данным метеостанции г. Уфы (данные с сайта Федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Web Аисори-М (<http://meteo.ru/data>)). Числа Вольфа представлены с официального сайта Центра анализа данных по влиянию Солнца (Бельгия) (<http://www.sidc.be/silso/datafiles>). Данные по периодам вспышек хвое- и листогрызущих насекомых взяты из материалов ежегодного «Санитарного и лесопатологического обзора...» (2013), предоставленного «Центром защиты леса Республики Башкортостан» филиал ФБУ «Российский центр защиты леса». В районе исследований наблюдались вспышки следующих хвое- и листогрызущих насекомых вредителей:

– сосны: сосновая пяденица (*Bupalus piniarius* L.) 1962-1963, 1981-1984 гг., рыжий сосновый пилильщик (*Neodiprion sertifer* Geoff.) 1981-1982, 1987-1989, 1990-1996, 1999-2001, 2008 гг., сосновая совка (*Panolis flammea* Schiff.) 1987-1989 гг.

– лиственницы: сибирский шелкопряд (*Dendrolimus superans sibiricus* Tscetv.) 1967-1968, 1975-1977 гг., лиственничная чехликовая моль (*Coleophora laricella* Hb.) 1979 г.

– ели: еловый пильщик (*Lygaeonematus abietinus* Christ) 2008 г.

– дуба: непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) – 1942-1944, 1950-1956, 1961, 1978-1982, 1996-1998, 2010-2013 гг., кольчатый шелкопряд (*Malacosoma Neustria* L.) – 1947-1950, 1967, 2003 гг., майский хрущ (*Melolontha melolontha* L.) – 1987 г.

– липы: непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) и шелкопряд монашенка (*Ocneria monacha* L.) – 1975-1979, 1985-1989, 1995-1998, 2010-2013 гг., лунка серебристая (*Phalera bucephala* L.) – 1976-1977, 1989, 1993, 2000-2002, 2010 гг., липовый войлочный клещ (*Eriophyes leiosoma* Nal.), липовая моль (*Phyllonorycter issikii* Kumata), зимняя пяденица (*Operoptera brumata* L.), березовая пяденица (*Biston betularia* L.), пяденица-обдирало (*Erannis defoliaria* CI.), златогузка (*Euproctis chrysorrhoea* L.) – 1979, 1982-1985, 1993-1995, 1997-1999, 2001-2004, 2010-2011 гг., листовертка бурая (*Archips crataegana* Нв.) – 1976-1977, 1983-1986, 1989, 2000-2002, 2016 гг.

– березы: непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) и шелкопряд монашенка (*Ocneria monacha* L.) – 1975-1979, 1985-1989, 1995-1998, 2010-2013 гг., зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.), розанная листовертка (*Archips rosana* L.) и боярышниковая листовертка (*Archips crataegana* Нв.) – 1971, 1981-1986, 1989, 1993, 2000-2002, 2005-2008, 2010-2013 гг., лунка серебристая (*Phalera bucephala* L.), трубноверт березовый черный (*Deporaus betulae* L.), липовый войлочный клещ (*Eriophyes leiosoma* Nal.), липовая моль (*Phyllonorycter issikii* Kumata), дубовый блошак (*Haltica quercetorum* Foudr.) – 1979, 1982-1985, 1997-1999, 2001-2002, 2010-2011 гг., восточный майский хрущ (*Melolontha hippocastani* Fab.), жуки-долгоносики из рода *Phyllofius* и несколько видов листоедов – 1975, 1989, 1993, 2000, 2010 гг.

Следует отметить, что в районе исследования «массовых вспышек вредителей» как таковых не бывает, появление вредителей носит слабо выраженный характер, не имеет четкой «волновой» периодизации и повреждения хвои и листьев редко достигают 20-30%, что не является для деревьев критичным. Исключение составляют вспышки инвазий непарного шелкопряда, которые отмечаются периодически каждые 8-14 лет, особенно после засух 1970-1972 годов.

При этом из всех рассматриваемых древесных пород сильнее всех страдает только дуб. К сожалению, бальная оценка вспышек инвазий вредителей в районе исследований начала проводиться только в последние десять лет, до этого вспышки отмечались только качественно – «есть/нет». Поэтому корреляционную оценку связи прироста с инвазиями вредителей провести не представляется возможным.

Данные по динамике плодоношения хвойных видов представлены по материалам многолетних наблюдений на стационаре лаборатории лесоведения УИБ УФИЦ РАН в районе Уфимского плато, представлены в баллах урожая шишек. Данные по динамике плодоношения дуба представлены по материалам заготовки желудей в Республике Татарстан (соседний регион, граничащий с районом исследований в 180 км), предоставленными Министерством лесного хозяйства Республики Татарстан, представлены в баллах урожая желудей. Плодоношение березы и липы в районе исследований ежегодное, обильная урожайность отмечается через каждые 2-3 года (Мартьянов и др., 2002), однако учетов по динамике плодоношения не ведется. Поэтому проследить связь прироста с динамикой плодоношения этих древесных пород не представляется возможным. С другой стороны, частая обильность их плодоношения дает основания предполагать «очень слабые» корреляционные отношения между этими параметрами.

***Исследования корневых систем.*** Исследование корневых систем проводили методом количественного учета – методом монолитов (Красильников, 1950; Рахтеенко, 1952; Тарановская, 1957; Шалыт, 1960; Ильин, 1961; Орлов, 1967; Рахтеенко, Якушев, 1968; Колесников, 1972). На расстоянии 70 см от модельных деревьев закладывались почвенные шурфы длиной 2,5 м и глубиной 1 м. От стенки шурфа, обращенной к стволу дерева, отбирались почвенные столбы-монолиты. Почвенные столбы-монолиты закладывались вдоль шурфа так, чтобы одна сторона почвенного столба являлась стенкой траншеи. При отборе корневых систем использовали монолиты размером 20х20 см объемом 4 000 см<sup>3</sup> (высота монолита 10 см). В каждом шурфе закладывалось по 10 почвенных



столбов (монолитов). Почвенные образцы отбирались по 10-ти см слоям до глубины 1 м. Выборку корней проводили при помощи пинцета с последующей отмывкой корней водой на ситах с диаметром ячеек 0,25 мм. После отмывки корней производили их разделение на фракции. В исследованиях использовали дробность фракций, предложенную И.Н. Рахтеенко: до 1 мм – поглощающие, 1-3 мм – проводящие, более 3 мм – скелетные. Вес корней определялся в воздушно-сухом состоянии на электронных лабораторных весах ВЛТЭ-150 с точностью до 0,001 г (Госметр, Россия). Корненасыщенность почвы определяли на единицу площади горизонтальной поверхности (г/м<sup>2</sup>).

**Оценка относительного жизненного состояния древостоев.** Для оценки относительного жизненного состояния древостоев за основу исследований взята методика В.А.Алексеева (1990). При проведении перечеа деревьев на пробной площади одновременно отмечались результаты визуальной оценки диагностических признаков жизненного состояния деревьев: густота кроны (в % от нормальной густоты), наличие на стволе мертвых сучьев (в % от общего количества сучьев на стволе), степень повреждения листьев (средняя площадь некрозов, пятнистостей и объеданий в % от площади листа). При вычислении объема стволов деревьев на пробной площади определялась принадлежность деревьев к той или иной категории жизненного состояния (табл. 2.4.3).

Таблица 2.4.3. Вспомогательная таблица для определения категорий жизненного состояния деревьев.

Категория дерева	Диагностические признаки		
	густота кроны	наличие мертвых сучьев	степень повреждения листьев
здоровое	85-100%	0-15%	0-10%
ослабленное	55-85%	15-45%	10-45%
сильно ослабленное	20-55%	45-70%	45-70%
отмирающее	0-20%	70-100%	70-100%
сухое	0%	100%	нет листьев

Дерево относится к той категории, на которую указывают либо все три показателя, либо два из трех. Если все три показателя указывают на разные категории, то все они рассматриваются в комплексе и выбирается оптимальная

категория, однако большее внимание уделяется повреждению листьев. При определении категории дерева также уделяется внимание разного рода стволовым повреждениям, таким как морозобойные трещины, раковые течи камеди, суховершинность, энтомопоражения (кладки яиц, стволовые заселения и т.д.), фитопатологические повреждения (образование на стволе плодовых тел грибов) и т.д. Повреждения такого рода соответственно могут снижать категорию жизненного состояния дерева.

После суммирования объемов стволов по категориям производится оценка жизненного состояния всего насаждения по следующей формуле:

$$L_v = \frac{100 \cdot v_1 + 70 \cdot v_2 + 40 \cdot v_3 + 5 \cdot v_4}{V}$$

где:  $L_v$  – относительное жизненное состояние древостоя, рассчитанное с учетом крупности деревьев;  $v_1$  – объем древесины здоровых деревьев на пробной площади, в  $m^3$ ;  $v_2$ ,  $v_3$ ,  $v_4$  – то же для ослабленных, сильно ослабленных и отмирающих деревьев соответственно; 100, 70, 40, 5 – коэффициенты, выражающие (в процентах) жизненное состояние здоровых, ослабленных, сильно ослабленных и отмирающих деревьев;  $V$  – общий запас древесины на пробной площади, в  $m^3$  (включая объем сухостоя).

При показателе от 100 до 80% жизненное состояние древостоя оценивается как “здоровый”, при 79-50% древостой считается ослабленным, при 49-20% – сильно ослабленным, при 19% и ниже – полностью разрушенным.

***Определение адаптивных реакций и адаптивных стратегий древесных видов к углеводородному загрязнению.*** Анализ совокупности современных подходов к определению и выявлению адаптивных стратегий к техногенному фактору позволил нам разработать авторский подход к данному вопросу. Нам 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.

Адаптивная реакция организма – процесс приспособления организма и его функций к меняющимся условиям среды. Адаптивная реакция организма определяется врожденной и приобретенной приспособительными реакциями организмов на клеточном, органном, системном и организменном уровнях. Крайней отрицательной и крайней положительной реакциями организма на влияние внешних факторов являются стресс и толерантность. Стресс – совокупность неспецифических адаптационных (нормальных) реакций организма на воздействие различных неблагоприятных факторов-стрессоров, нарушающее его гомеостаз, а также соответствующее состояние организма в целом. Экологическая толерантность (терпимость) – способность организмов жить и развиваться в широком диапазоне условий окружающей среды (в том числе при неблагоприятных факторах). Это выносливость организма по отношению к колебаниям какого-либо фактора, причем диапазон между экологическим минимумом и максимумом фактора составляет предел толерантности. Толерантные организмы – это виды, весьма устойчивые к неблагоприятным изменениям окружающей среды.

Исходя из приведенных определений, предлагается различать следующие адаптивные реакции древесных растений к действию техногенного фактора:

**Стрессовые** – при низком адаптивном потенциале адаптивные реакции направлены на активное ограничение влияния стрессового фактора, затрачивая значительные энергетические ресурсы;

**Умеренно-стрессовые** – незначительное или недостоверное проявление адаптивных реакций, направленных на ограничение влияния стрессового фактора;

**Нейтральные** – отсутствие реакций при влиянии стрессового фактора;

**Умеренно-толерантные** – возрастающий адаптивный потенциал позволяет незначительно или недостоверно 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. Для наглядности рассмотрим на конкретном примере – размере листовой пластинки. Считается, что «классическая» адаптация проявляется в уменьшении площади листа при хроническом загрязнении. Таким образом, адаптивную реакцию можно определить следующим образом:

**Стрессовая** – параметры значительно и достоверно изменяются под действием фактора в сторону «классической» адаптации к нему (площадь листа значительно и достоверно уменьшается);

**Умеренно-стрессовая** – параметры незначительно изменяются под действием фактора в сторону «классической» адаптации к нему (площадь листа незначительно уменьшается);

**Нейтральная** – параметры не изменяются под действием фактора (площадь листа не изменяется);

**Умеренно-толерантная** – при действии фактора параметры незначительно изменяются в противоположную сторону от «классической» адаптации к нему (площадь листа незначительно увеличивается);

**Толерантная** – при действии фактора параметры значительно и достоверно изменяются в противоположную сторону от «классической» адаптации к нему (площадь листа значительно и достоверно увеличивается).

Таким образом, чем сильнее проявляются «классические» адаптивные реакции к действию внешнего стрессового фактора, тем чувствительнее организм к фактору, и наоборот, чем меньше проявление «классических» адаптивных реакций, тем толерантнее организм.

В дендрэкологии «классическими» («стрессовыми») адаптивными реакциями древесных растений на усиление степени промышленного загрязнения принято считать:

– уменьшение морфологических параметров хвои/листа (длины, ширины,

площади, массы) – усиление ксероморфности;

– увеличение длины жилок и количества устьиц на единицу площади поверхности (как результат усиления ксероморфности);

– уменьшение прироста побегов в длину;

– уменьшение интенсивности транспирации (как показатель уменьшения вентилируемости внутренних полостей листа для уменьшения проникновения токсикантов) при кратковременной и незначительной фумигации токсикантами, а при хронической фумигации – значительное усиление интенсивности транспирации (потеря возможности контролировать транспирационный процесс);

– увеличение относительного содержания воды в листе (как результат уменьшения интенсивности транспирации и увеличения количества физиологически связанной воды);

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

– уменьшение содержания пигментов фотосинтеза (хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов);

– уменьшение соотношения «хлорофилл *a* / хлорофилл *b*» и увеличение соотношения «(хлорофилл *a* + хлорофилл *b*) / каротиноиды»;

– ограничение чрезмерного поглощения токсикантов и ограничение их переноса от корней к побегам;

– уменьшение величины годичного радиального прироста стволовой древесины и высокая сила связи корреляционных отношений между приростом и промышленным загрязнением;

– сокращение длительности онтогенетических периодов и более раннее наступление периода максимального накопления древесины;

– уменьшение общей и фракционной корненасыщенности почвы;

– снижение габитуальных параметров дерева (уменьшение густоты кроны, увеличение повреждения хвои/листьев, появление в кроне сухих ветвей, наличие повреждений фитопатогенами и энтомоповреждений);

– ухудшение относительного жизненного состояния древостоев;  
– усиление корреляционных отношений между стрессирующим фактором и изучаемым параметром (при увеличении адаптационной нагрузки уровень корреляций повышается, а в результате успешной адаптации – снижается) и т.д.

Исходя из этого, адаптивные стратегии предлагается определять в зависимости от степени согласованности адаптивных реакций к техногенному фактору, совокупно проявляемых на различных уровнях организации древесного растения:

**Стрессовая** – мода совокупности адаптивных реакций относятся к стрессовым;

**Умеренно-стрессовая** – мода совокупности адаптивных реакций относится к умеренно-стрессовым;

**Нейтральная** – мода совокупности адаптивных реакций относится к нейтральным;

**Умеренно-толерантная** – мода совокупности адаптивных реакций относится к умеренно-толерантным;

**Толерантная** – мода совокупности адаптивных реакций относятся к толерантным;

В целом, чем толерантнее адаптивная стратегия вида, тем выше его адаптивный потенциал и успешнее его существование в условиях стрессирующего фактора.

Количественную оценку степени согласованности адаптивных реакций проводили с использованием коэффициентов меры разнообразия:

– сигма (среднеквадратическое отклонение): 
$$\delta = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n}},$$

где  $x_i$  –  $i$ -й элемент выборки,  $\bar{x}$  – среднее арифметическое выборки,  $n$  – объем выборки. Показатель рассеивания значений случайной величины относительно ее математического ожидания: большее значение показывает больший разброс значений в множестве от средней величины множества, меньшее значение показывает, что значения в множестве сгруппированы вокруг

среднего значения;

– индекс Шеннона (мера равномерности распределения):  $H = -\sum_{i=1}^n p_i * \log_2 p_i$ ,

где  $p_i = \frac{n_i}{N}$  – доля  $i$ -го признака,  $n_i$  – численность признака,  $N$  – общая

численность признаков. Индекс характеризует разнообразие и выравненность признаков: чем больше признаков и чем меньше отличаются их численности – тем выше значение индекса Шеннона;

– индекс Симпсона (мера доминирования):  $D = \frac{\sum n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$ ,

где  $n_i$  – численность признака,  $N$  – общая численность признаков. Индекс характеризует меру доминирования: чем сильнее выражено доминирование одного из признаков среди остальных – тем выше значение индекса Симпсона;

– коэффициент равномерности (Сейдафаров, 2009):

$$K_p = \frac{|\Delta_1| + |\Delta_2| + |\Delta_3| + \dots + |\Delta_{n-1}| + |\Delta_n|}{n - 1},$$

где  $|\Delta_1|, |\Delta_2|, \dots, |\Delta_n|$  – модули разности значений между двумя соседними признаками,  $n$  – количество признаков. Коэффициент позволяет количественно оценить степень равномерности распределения: чем больше значение коэффициента, тем больше признаки отличаются и сильнее выражено доминирование одного из признаков среди остальных.

Статистическая обработка полученных данных проводилась методами дисперсионного, корреляционного и регрессионного анализов с применением современных математических методов и пакетов прикладных программ Microsoft Excel 2010, Statistica 6.0.

## 2.6. Объем исследований

Материалы диссертации являются результатом 20-летних исследований на серии постоянных пробных площадей в вегетационной динамике. Объем обработанного материала:

1. Таксационные исследования и оценка относительного жизненного состояния древостоев – 12 постоянных пробных площадей (минимум 100

деревьев на каждой пробной площади);

2. Морфологические исследования – 120 образцов хвои, 120 образцов листьев, 120 хвойных метамеров, 240 побегов;

3. Исследования водного обмена – 1440 хвойных метамеров, 1440 листьев;

4. Исследования пигментного комплекса – 24 рандомизированных образца хвои, 24 рандомизированных образца листьев;

5. Аккумуляция тяжелых металлов – 6 рандомизированных образцов хвои, 6 рандомизированных образца листьев, 12 почвенных разрезов (в каждом разрезе взято 10 почвенных образцов по десятисантиметровым слоям до метровой глубины почвы);

6. Дендрохронологические исследования – 240 древесных кернов;

7. Исследования корневых систем – 12 почвенных разрезов (в каждом разрезе взято 100 почвенных монолитов размером 10х20х20 см).



## ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### 3.1. Морфология хвои/листьев и побегов

Нефтехимическое загрязнение вызывает уменьшение длины хвои у всех хвойных видов, причем у лиственницы и ели значительно и достоверно в течение всей вегетации, а у сосны только в июле (рис. 3.1.1, табл. 3.1.1). У дуба и березы также наблюдается значительное и достоверное уменьшение длины листа на протяжении всей вегетации, но у липы в первой половине вегетации проявляется значительная и достоверная стимуляция этого показателя, а во второй половине незначительное и недостоверное подавление. В динамике вегетационного периода у дуба и липы в загрязненных и контрольных условиях длина листа фактически не изменяется, она остается одинаковой в пределах статистической ошибки. У всех хвойных пород и березы этот показатель увеличивается в течение вегетации, значительно и достоверно у сосны, лиственницы и березы, и незначительно у ели.

На ширину хвои лиственницы промышленное загрязнение не оказывает никакого влияния – разница по этому показателю между загрязнением и контролем отсутствует (рис. 3.1.2, табл. 3.1.1). У сосны, ели и дуба выявлена значительная и достоверная стимуляция этого показателя относительно контроля, а ширина листа липы и березы, напротив, претерпевает значительное и достоверное сокращение. В динамике вегетационного периода у ели, дуба и липы в загрязненных и контрольных условиях ширина хвои и листа изменяется очень слабо, наблюдается незначительный рост или его отсутствие в пределах статистической ошибки. У остальных хвойных пород и березы этот показатель значительно и достоверно увеличивается в течение вегетации.

На площадь хвои сосны и ели промышленное загрязнение влияния фактически не оказывает – разница по этому показателю между загрязнением и контролем в пределах статистической ошибки отсутствует и не достоверна (рис. 3.1.3, табл. 3.1.1). Напротив, у всех лиственных пород и лиственницы наблюдается значительное и достоверное подавление этого морфологического параметра в условиях загрязнения относительно контроля. В динамике вегетационного периода у ели, липы в условиях загрязнения и в контроле, а у

березы только в контроле этот показатель изменяется очень слабо, наблюдается незначительный рост или его отсутствие в пределах статистической ошибки. У сосны, лиственницы и березы в условиях загрязнения этот показатель значительно и достоверно увеличивается в течение вегетации, а у дуба претерпевает колебания, но в целом имеет тенденцию к увеличению.

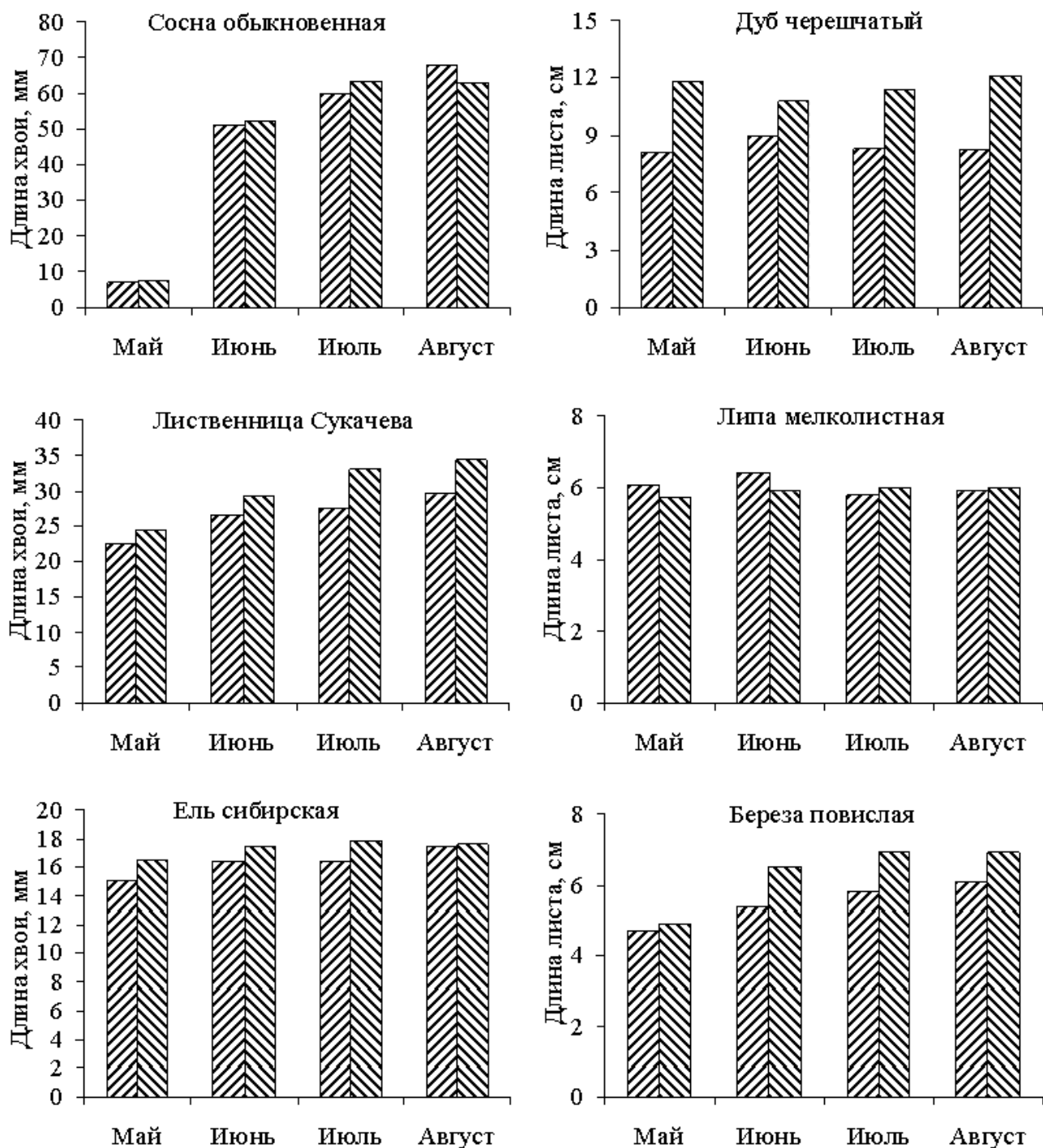




Рисунок 3.1.1. Длина хвои (мм) и листа (см) древесных видов в условиях УЩ в динамике вегетационного периода. Здесь и далее в главе 3.1. условные обозначения:  – зона сильного загрязнения,  – контроль.

Таблица 3.1.1. Достоверность различий между морфологическими параметрами в условиях загрязнения и в контроле по критерию Стьюдента (жирным шрифтом выделены достоверные различия; \*р – уровень значимости; \*\*Р – вероятность справедливости гипотезы).

Месяц	Длина хвои/листа			Ширина хвои/листа			Площадь хвои/листа			Масса 100 метамеров/листа			Длина побегов		
	T <sub>эмп</sub>	p*	P**	T <sub>эмп</sub>	p	P	T <sub>эмп</sub>	p	P	T <sub>эмп</sub>	p	P	T <sub>эмп</sub>	p	P
Сосна															
Май	-2,19	0,05	0,09	<b>5,04</b>	<b>0,01</b>	<b>0,007</b>	-0,96	0,05	0,39	0,56	0,05	0,59	2,51	0,05	0,07
Июнь	-0,75	0,05	0,49	<b>7,21</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	0,06	0,05	0,96	<b>-2,55</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>	<b>3,56</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>
Июль	<b>-3,62</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	<b>13,47</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	0,35	0,05	0,75	-2,31	0,05	0,06	<b>6,66</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>
Август	<b>3,79</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	-2,32	0,05	0,08	<b>-7,65</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	-2,27	0,05	0,06	<b>6,66</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>
Лиственница															
Май	<b>-4,89</b>	<b>0,01</b>	<b>0,008</b>	0	0,05	1,0	<b>-4,89</b>	<b>0,01</b>	<b>0,008</b>	-0,31	0,05	0,77	<b>7,76</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>
Июнь	<b>-6,37</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	0	0,05	1,0	<b>-6,37</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	-0,53	0,05	0,61	<b>5,05</b>	<b>0,01</b>	<b>0,007</b>
Июль	<b>-19,39</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00004</b>	0	0,05	1,0	<b>-19,39</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00004</b>	-0,59	0,05	0,58	<b>3,86</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>
Август	<b>-16,63</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00008</b>	0,23	0,05	0,83	<b>-8,57</b>	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	<b>3,22</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	-1,51	0,05	0,21
Ель															
Май	<b>-4,93</b>	<b>0,01</b>	<b>0,008</b>	<b>6,94</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	0,18	0,05	0,86	1,33	0,05	0,23	<b>7,52</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>
Июнь	<b>-4,16</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	<b>5,31</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>	-1,83	0,05	0,14	<b>3,29</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	<b>6,24</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>
Июль	<b>-5,38</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>	<b>20,42</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00003</b>	1,42	0,05	0,23	<b>6,28</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0008</b>	<b>8,89</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0009</b>
Август	<b>3,19</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>21,11</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00003</b>	<b>6,57</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	<b>2,69</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>	<b>8,89</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0009</b>
Дуб															
Май	<b>-17,5</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00006</b>	<b>5,15</b>	<b>0,01</b>	<b>0,007</b>	<b>-5,51</b>	<b>0,01</b>	<b>0,005</b>	<b>2,98</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>	<b>3,86</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>
Июнь	<b>-8,12</b>	<b>0,01</b>	<b>0,001</b>	<b>7,49</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	1,03	0,05	0,36	0,53	0,05	0,62	<b>3,23</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>
Июль	<b>-13,73</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>5,25</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>	<b>-3,28</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	1,59	0,05	0,19	<b>3,15</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>
Август	<b>-14,24</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0001</b>	2,47	0,05	0,07	<b>-6,69</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	2,16	0,05	0,09	2,68	0,05	0,06
Липа															
Май	<b>4,89</b>	<b>0,01</b>	<b>0,008</b>	<b>-4,89</b>	<b>0,01</b>	<b>0,008</b>	-1,23	0,05	0,29	<b>20,96</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00003</b>	<b>-3,68</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>
Июнь	<b>3,87</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	<b>-7,35</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	-1,42	0,05	0,23	<b>12,06</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0003</b>	<b>-7,55</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>
Июль	-2,45	0,05	0,07	<b>-6,12</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>	<b>-5,64</b>	<b>0,01</b>	<b>0,005</b>	1,81	0,05	0,15	<b>-10,92</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0004</b>
Август	-1,23	0,05	0,29	<b>-8,57</b>	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	<b>-7,87</b>	<b>0,01</b>	<b>0,001</b>	-1,32	0,05	0,26	<b>-10,74</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0004</b>
Береза															
Май	-2,45	0,05	0,07	<b>-12,25</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0003</b>	<b>-25,29</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00002</b>	<b>-14,11</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>-3,12</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>
Июнь	<b>-8,52</b>	<b>0,01</b>	<b>0,001</b>	<b>-13,47</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>-10,95</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0004</b>	<b>-6,06</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>	<b>-6,76</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>
Июль	<b>-13,47</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>-6,12</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>	<b>-7,57</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	<b>-13,12</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>-7,25</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>
Август	<b>-4,38</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	-1,2	0,05	0,29	-0,33	0,05	0,76	<b>-5,69</b>	<b>0,01</b>	<b>0,005</b>	<b>-7,25</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>

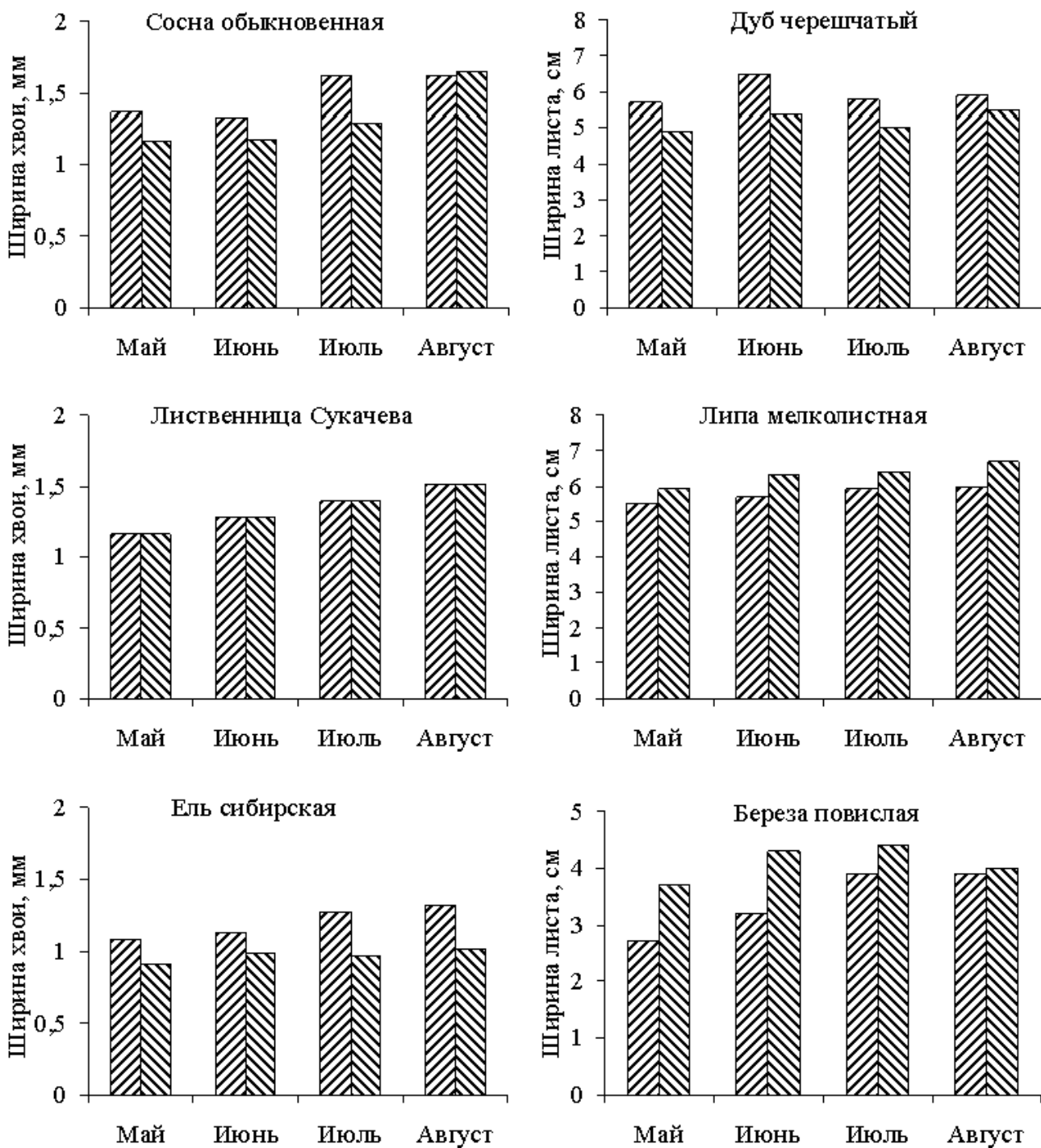


Рисунок 3.1.2. Ширина хвои (мм) и листа (см) древесных видов в условиях УПЦ в динамике вегетационного периода. Условные обозначения смотри на рис. 3.1.1.

Сухая масса ассимиляционного аппарата под влиянием загрязнения у сосны и березы снижается, причем у сосны незначительно и не достоверно, а у березы значительно и достоверно (рис. 3.1.4, табл. 3.1.1). Напротив, у лиственницы, ели, дуба и липы наблюдается стимуляция этого показателя в условиях загрязнения, значительная и достоверная у лиственницы, ели и липы, незначительная и не достоверная у дуба. В динамике вегетации у всех исследованных древесных видов

в загрязненных и контрольных условиях наблюдается увеличение массы метамеров и листьев.

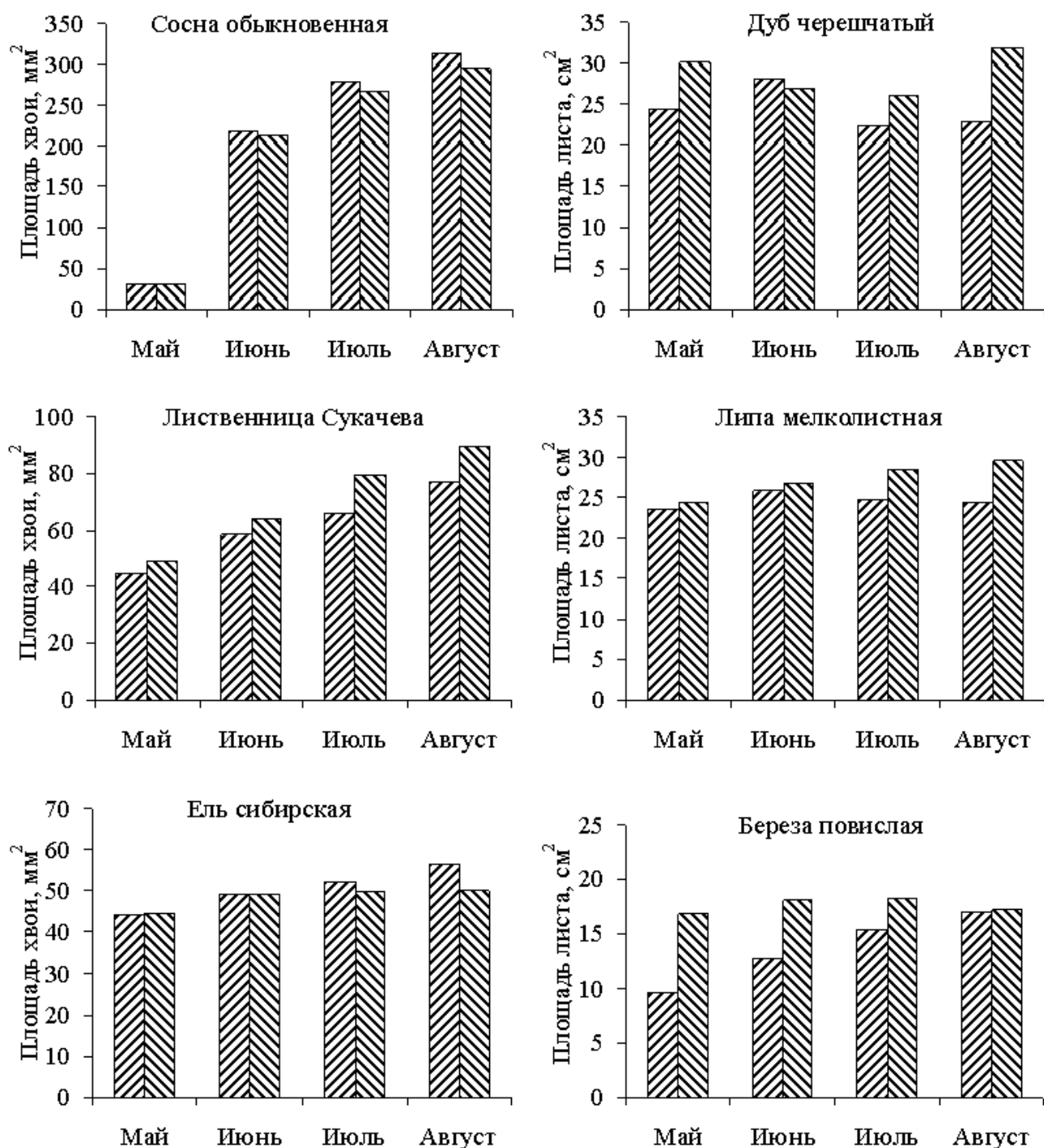


Рисунок 3.1.3. Площадь хвои (мм<sup>2</sup>) и листа (см<sup>2</sup>) древесных видов в условиях УЩ в динамике вегетационного периода. Условные обозначения смотри на рис. 3.1.1.

У всех хвойных видов и дуба промышленное загрязнение стимулирует значительное и достоверное увеличение длины побегов, в то время как у липы и березы, напротив, наблюдается значительное и достоверное подавление этого параметра (рис. 3.1.5, табл. 3.1.1). В динамике вегетационного периода у дуба и

березы этот показатель изменяется очень слабо, наблюдается незначительный рост или его отсутствие в пределах статистической ошибки. Такая же тенденция проявляется у лиственницы и липы в условиях загрязнения. Во всех остальных случаях прирост побегов равномерен в течение вегетации.

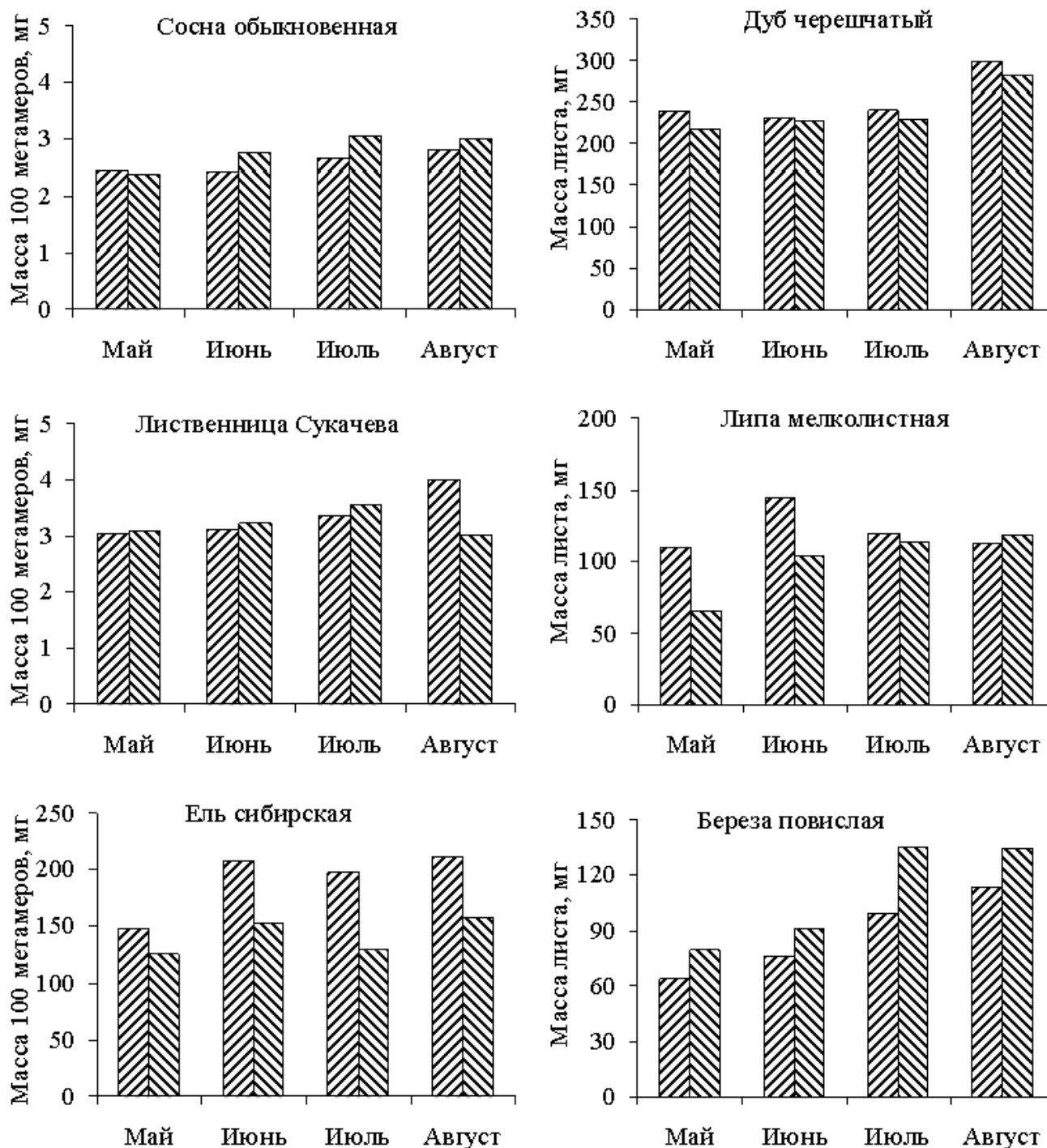


Рисунок 3.1.4. Абсолютно сухая масса (мг) 100 метамеров у хвойных древесных видов и одного листа у лиственных древесных видов в условиях УПЦ в динамике вегетационного периода. Условные обозначения смотри на рис. 3.1.1.

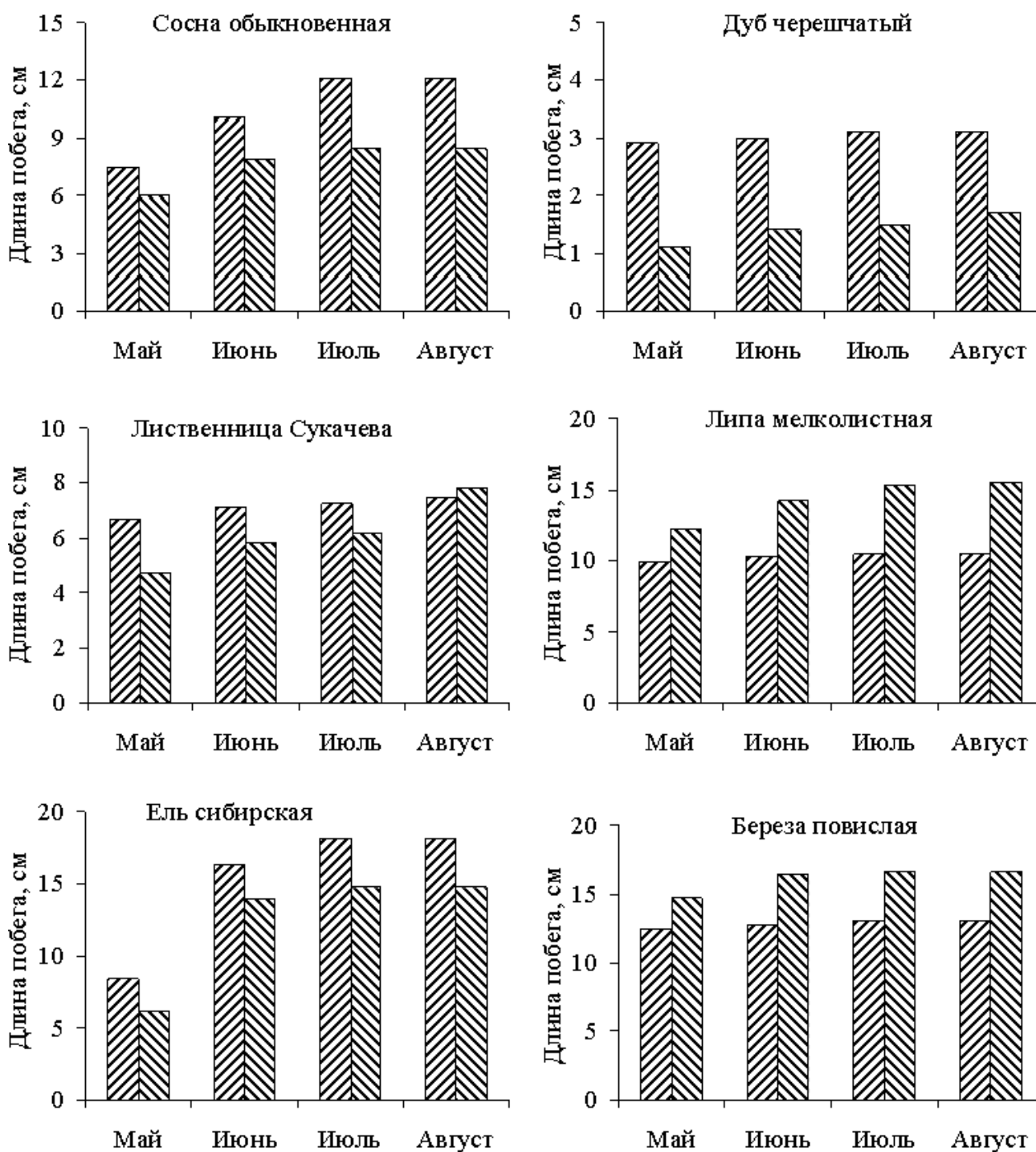


Рисунок 3.1.5. Длина побегов (см) древесных видов в условиях УПЦ в динамике вегетационного периода. Условные обозначения смотри на рис. 3.1.1.

Как видно из приведенных выше данных, морфология хвои и листьев исследуемых древесных растений очень сильно различается вследствие экологии этих видов. Так, сосна и лиственница относятся к светлохвойным породам, а ель к темнохвойным; лиственница является хвоепадным деревом, а сосна и ель вечнозелеными. Также среди лиственных пород есть виды широколиственные и мелколиственные, светлолюбивые и теневыносливые и т.д. Наконец, строение

фотосинтетического аппарата у хвойных и лиственных видов совершенно различается. Поэтому проводить межвидовое сравнение морфологических параметров ассимиляционного аппарата между исследуемыми хвойными видами, между лиственными видами, и между хвойными и лиственными видами невозможно и не правомерно. Межвидовой анализ мы можем провести при оценке реакции рассмотренных параметров хвои, листьев и побегов в ответ на промышленное загрязнение. Данные такого анализа приведены в таблице 3.1.2.

Таблица 3.1.2. Адаптивные реакции морфологических параметров ассимиляционного аппарата и побегов древесных видов по отношению к углеводородному загрязнению в условиях УПЦ (реакции: ↓↓ – стрессовая, ↓ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↑ – умеренно-толерантная, ↑↑ – толерантная).

	Длина хвои	Ширина хвои	Площадь хвои	Масса хвои	Длина побегов	Длина листа	Ширина листа	Площадь листа	Масса листа	Длина побегов
	Сосна					Дуб				
май	(–)	↑↑	(–)	(–)	↑	↓↓	↑↑	↓↓	↑	↑↑
июнь	(–)	↑↑	(–)	↓	↑↑	↓↓	↑↑	↑	(–)	↑↑
июль	↓	↑↑	↑	↓	↑↑	↓↓	↑↑	↓	↑	↑↑
август	↑	(–)	↑	↓	↑↑	↓↓	↑	↓↓	↑	↑↑
Σ	↑	↑↑	↑	↓	↑↑	↓↓	↑↑	↓↓	↑	↑↑
	Лиственница					Липа				
май	↓	(–)	↓	(–)	↑↑	↑	↓	(–)	↑↑	↓
июнь	↓	(–)	↓	(–)	↑↑	↑	↓	(–)	↑↑	↓↓
июль	↓↓	(–)	↓↓	↓	↑	(–)	↓	↓	(–)	↓↓
август	↓↓	(–)	↓↓	↑↑	(–)	(–)	↓	↓↓	(–)	↓↓
Σ	↓↓	(–)	↓↓	↑↑	↑	(–)	↓	↓↓	(–)	↓↓
	Ель					Береза				
май	↓	↑	(–)	↑	↑↑	(–)	↓↓	↓↓	↓	↓
июнь	↓	↑	(–)	↑↑	↑↑	↓↓	↓↓	↓↓	↓	↓↓
июль	↓	↑↑	↑	↑↑	↑↑	↓↓	↓	↓	↓↓	↓↓
август	(–)	↑↑	↑	↑↑	↑↑	↓↓	(–)	(–)	↓↓	↓↓
Σ	↓	↑↑	↑	↑↑	↑↑	↓↓	↓	↓	↓↓	↓↓

↑↑ – значительное и достоверное увеличение морфологических параметров;

↑ – незначительное и недостоверное увеличение морфологических параметров;

(–) – изменения морфологических параметров отсутствуют;

↓ – незначительное и недостоверное уменьшение морфологических параметров;

↓↓ – значительное и достоверное уменьшение морфологических параметров.

Как видно из таблицы 3.1.2 адаптивные реакции морфологических параметров носят разнонаправленный характер, и в некоторых случаях единая



четкая тенденция не просматривается. Это относится как к отдельным морфологическим параметрам в динамике вегетационного периода, так и в целом к общей морфологии ассимиляционных органов рассматриваемых видов. Если принять, что наиболее выраженные адаптивные реакции морфологических параметров к промышленному загрязнению проявляются у закончивших свое формирование хвои, листьев и побегов во второй половине вегетационного периода, то, с некоторой долей условности, можно выделить следующие характерные адаптивные реакции:

– длина хвои/листа: «стрессовая» (лиственница, дуб, береза) – «умеренно-стрессовая» (ель,) – «нейтральная» (липа) – «умеренно-толерантная» (сосна);

– ширина хвои/листа: «умеренно-стрессовая» (липа, береза) – «нейтральная» (лиственница) – «толерантная» (сосна, ель, дуб);

– площадь хвои/листа: «стрессовая» (лиственница, дуб, липа) – «умеренно-стрессовая» (береза) – «умеренно-толерантная» (сосна, ель);

– масса хвои/листа: «стрессовая» (береза) – «умеренно-стрессовая» (сосна) – «нейтральная» (липа) – «умеренно-толерантная» (дуб) – «толерантная» (лиственница, ель);

– длина побегов: «стрессовая» (липа, береза) – «умеренно-толерантная» (лиственница) – «толерантная» (сосна, ель, дуб).

В условиях загрязнения у сосны при незначительном увеличении площади хвои увеличивается ее длина и ширина, однако масса незначительно уменьшается. У лиственницы при значительном снижении площади хвои уменьшается ее длина, а ширина остается неизменной, однако масса значительно увеличивается. У ели при незначительном увеличении площади хвои уменьшается ее длина, но значительно увеличивается ширина и масса. У дуба при значительном уменьшении площади листа уменьшается его длина, но увеличивается ширина и растет масса. У липы при значительном уменьшении площади листа уменьшается его ширина, но длина и масса не меняются. У березы уменьшаются все морфологические параметры. Значительное укорочение длины побегов наблюдается только у липы и березы, у

всех остальных видов побеги в условиях загрязнения значительно удлиняются.

Таким образом, из всех исследованных видов только у березы проявляется «классическая» ответная реакция всех морфологических параметров на воздействие углеводородного загрязнения – ксероморфизация листьев и побегов. У остальных хвойных и лиственных видов наблюдается разнонаправленность адаптивных реакций морфологических параметров в условиях промышленного загрязнения. Различные авторы указывают как на уменьшение, так и на увеличение морфологических параметров хвои, листьев и побегов в условиях промышленного загрязнения. Как правило, это зависит от типа загрязнения или от преобладающего токсиканта в составе загрязнителей. В нашем случае углеводородное загрязнение способствует проявлению видоспецифических реакций у исследуемых древесных видов, вызывая усиление ксероморфности одних параметров и ослабление других. Следует отметить, что у лиственницы и дуба при снижении площади хвои и листа их масса увеличивается, у сосны, напротив, при увеличении площади хвои ее масса снижается, а у липы при снижении площади листа его масса не изменяется. Об увеличении или уменьшении массы хвои и листьев в условиях промышленного загрязнения в результате уплотнения или рыхлости их тканей в литературе имеется достаточно сведений (Василевская, 1965; Эсау, 1969; Тутаюк, 1972; Марценюк, 1980; Бутник, 1984; Васильев, 1988; Tiwari et al., 2006). Возможно, выявленные нами реакции являются результатом изменения плотности тканей хвои и листьев, поэтому правомерно отметить, что у лиственницы, дуба и липы ксероморфные черты выражены более ярко.

### **Выводы**

1. Углеводородное загрязнение способствует проявлению видоспецифических реакций у исследуемых древесных видов, вызывая усиление ксероморфности одних морфологических параметров и ослабление других.

2. В условиях промышленного загрязнения наблюдаются следующие видоспецифические адаптивные реакции:

– у сосны – увеличение размеров хвои при уменьшении ее массы, побеги удлиняются;

- у лиственницы и дуба – уменьшение размеров хвои и листьев при увеличении их массы, побеги удлиняются;
- у ели – увеличение размеров и массы хвои, побеги удлиняются;
- у липы – уменьшение размеров листьев при стабильности их массы, побеги укорачиваются;
- у березы – уменьшение всех морфологических параметров.

3. Из всех исследованных видов только у березы проявляется «классическая» ответная реакция всех морфологических параметров на воздействие углеводородного загрязнения – ксероморфизация листьев и побегов. По степени усиления ксероморфности ассимиляционного аппарата в ответ на промышленное загрязнение исследуемые виды образуют ряд: ель < сосна < дуб < лиственница < липа < береза. В целом лиственным древесным видам характерна большая степень ксероморфности ассимиляционного аппарата, чем хвойным.

4. Для каждого вида показана относительная независимость адаптивных реакций различных морфологических параметров, проявляющаяся в течение периода вегетации. Из всех исследованных видов только береза характеризуется «стрессовой» адаптивной реакцией морфологических параметров вегетативных органов, остальные древесные виды проявляют поливариантность, но с определенной долей условности лиственница и липа тяготеют к «нейтральной» адаптивной реакции, а сосна, ель и дуб – к «толерантной». Полученные результаты по морфологии согласуются с тезисами об экологической видоспецифичности и популяционной неоднородности видов, что необходимо учитывать при оценке состояния древостоев и прогнозировании их устойчивости и продуктивности в условиях промышленного загрязнения.

### **3.2. Водный обмен хвои/листьев**

В дендрэкологии принято считать, что промышленные токсиканты в небольших концентрациях подавляют транспирационный процесс, при этом оводненность листа повышается за счет увеличения количества физиологически связанной воды, в то время как высокие дозы токсикантов понижают тургор устьичных клеток и приводят к бесконтрольной высокой транспирации с

понижением оводненности. В нормальных условиях произрастания у растений обычно наблюдается увеличение ИТ к полудню и уменьшение к вечеру. Соответственно такой суточный ход ИТ сопровождается снижением ОСВ к полудню и восстановлением к вечеру, а также увеличением ДВН к полудню и уменьшением к вечеру. В динамике вегетационного периода по мере роста ассимиляционного аппарата эти показатели увеличиваются, а по мере старения снижаются к концу вегетации. Однако, промышленное загрязнение приводит к нарушению естественного нормального хода этих процессов водного обмена. Рассмотрим как углеводородное загрязнение влияет на водный обмен хвойных и лиственных лесобразователей и к каким видоспецифическим реакциям приводит.

Хвоя и листья всех исследованных древесных видов характеризуется высоким ОСВ, значения которого находятся далеко от критических границ иссушения (рис. 3.2.1А-3.2.6А). Среди хвойных наибольшее варьирование этого показателя наблюдается у лиственницы (в пределах 80,3-98,4%), наименьшее у ели (89,5-98%), сосна занимает промежуточное положение (85,9-97,6%), а среди лиственных наибольшее варьирование этого показателя наблюдается у дуба (82,3-97,2%), наименьшее у березы (91,5-99,1%), липа занимает промежуточное положение (87,5-98,1%). Соответственно, при таком высоком ОСВ хвоя и листья не испытывают ДВН, этот показатель также находится далеко от критических границ физиологических повреждений (рис. 3.2.1Б-3.2.6Б). Среди хвойных наибольшее варьирование этого показателя наблюдается у лиственницы (в пределах 1,6-16,4%), наименьшее у ели (1,4-6,9%), сосна занимает промежуточное положение (2,4-14,1%), а среди лиственных наибольшее варьирование этого показателя наблюдается у липы (1,3-11,9%), наименьшее у березы (0,8-8,3%), дуб занимает промежуточное положение (1,6-10,3%). Поскольку ОСВ и ДВН являются «двумя сторонами одной медали» и корреляционная связь между ними всегда равна единице – далее мы их будем рассматривать совместно. Далее рассмотрим какие наблюдаются видоспецифические адаптивные реакции (достоверность различий представлена в табл. 3.2.1).

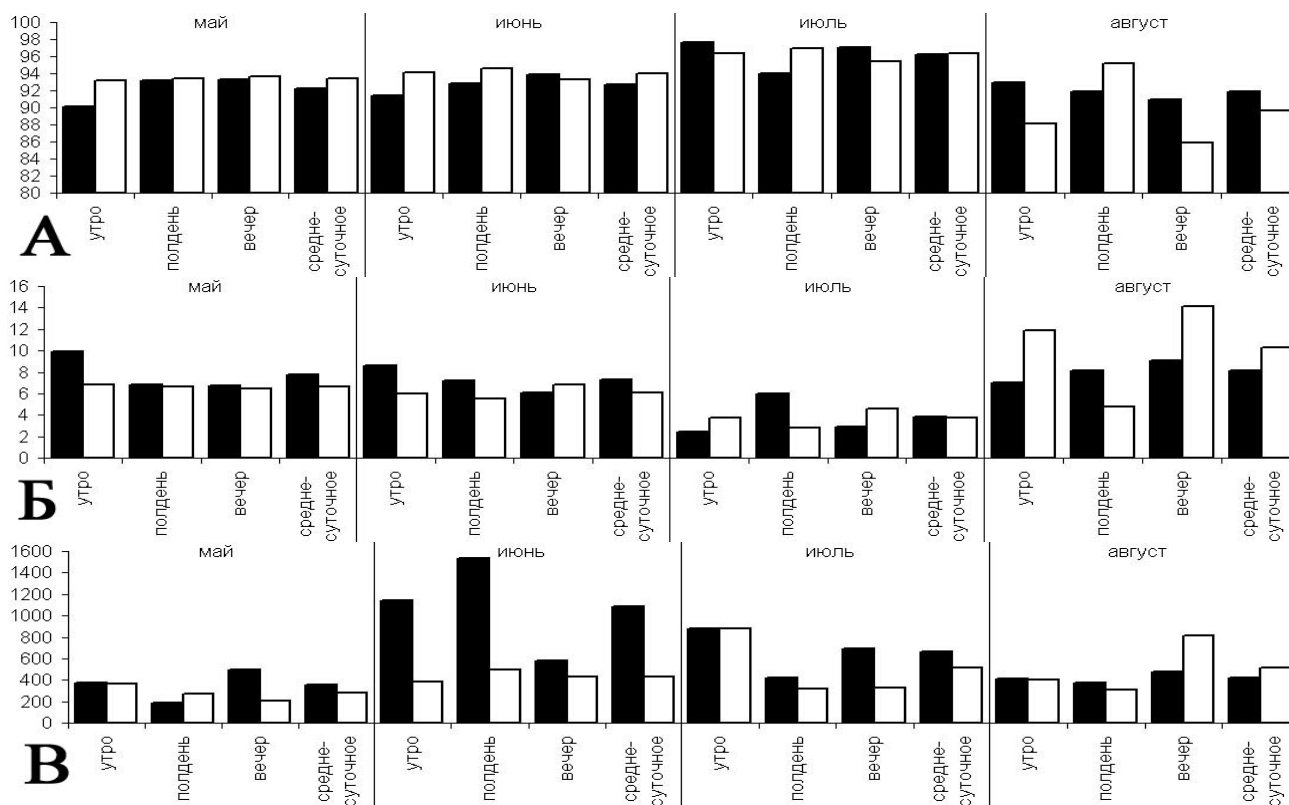


Рисунок 3.2.1. Изменение (А) относительного содержания воды (%), (Б) дефицита водного насыщения (%), (В) интенсивности транспирации (мг/г·час), хвои сосны в течение суток и вегетационного периода в условиях УПЦ. Здесь и далее в главе 3.2 условные обозначения:  – зона сильного загрязнения,  – контроль.

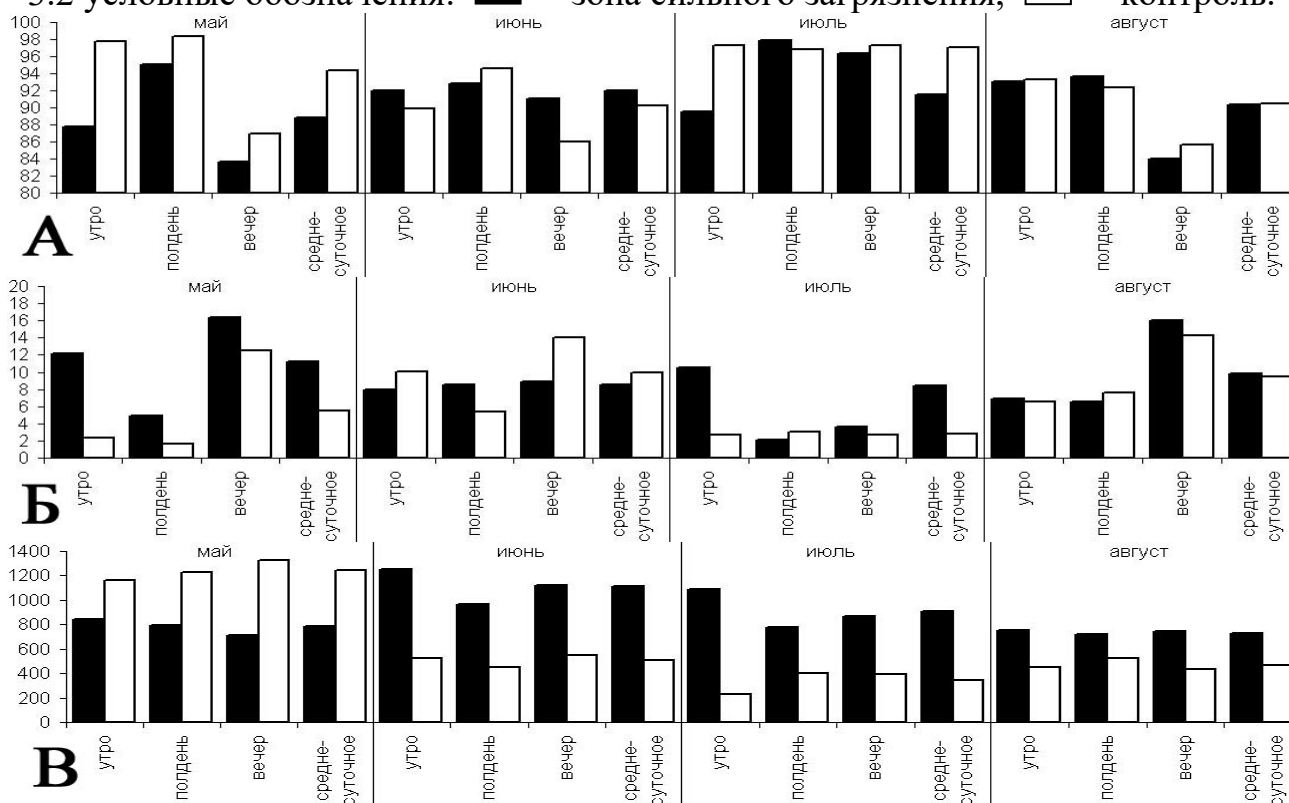


Рисунок 3.2.2. Изменение (А) относительного содержания воды (%), (Б) дефицита водного насыщения (%), (В) интенсивности транспирации (мг/г·час), хвои лиственницы в течение суток и вегетационного периода в условиях УПЦ. Условные обозначения смотри на рис. 3.2.1.

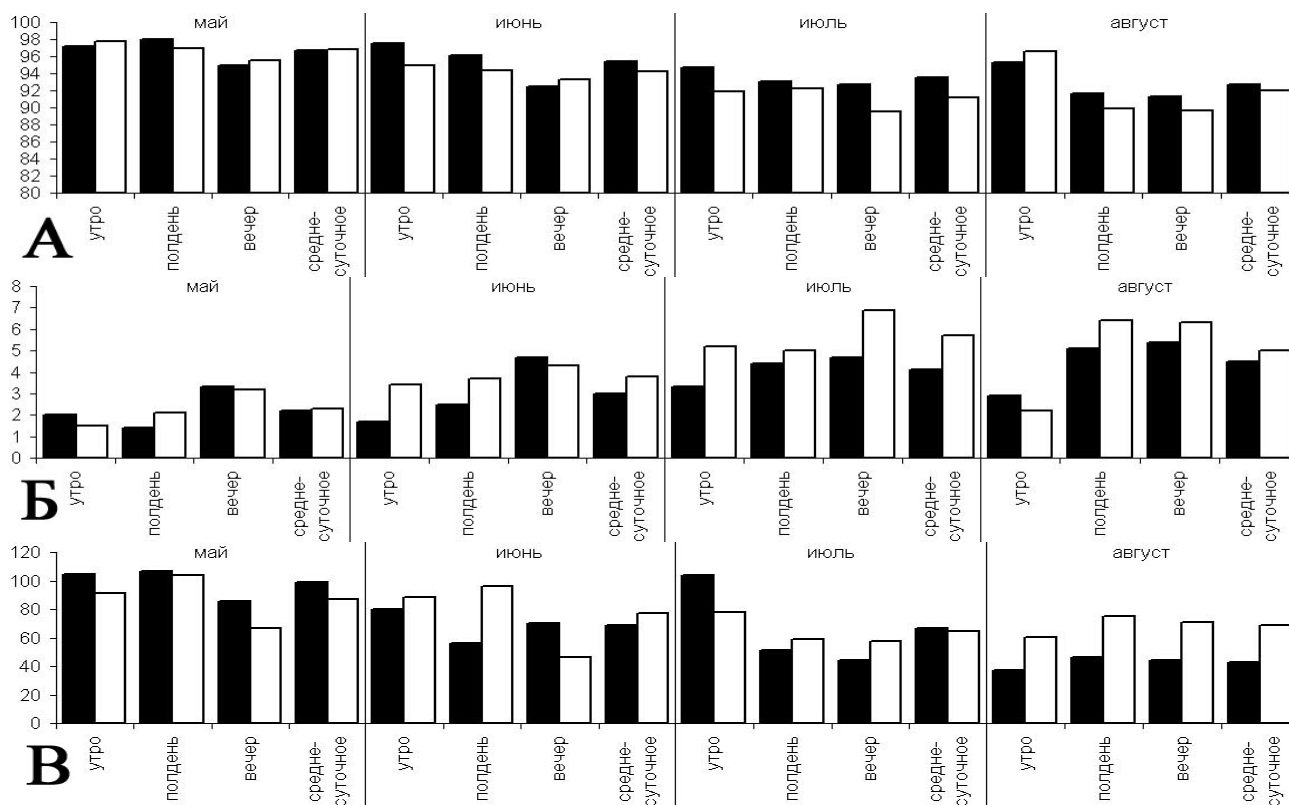


Рисунок 3.2.3. Изменение (А) относительного содержания воды (%), (Б) дефицита водного насыщения (%), (В) интенсивности транспирации (мг/г·час), хвои ели в течение суток и вегетационного периода в условиях УПЦ. Условные обозначения смотри на рис. 3.2.1.

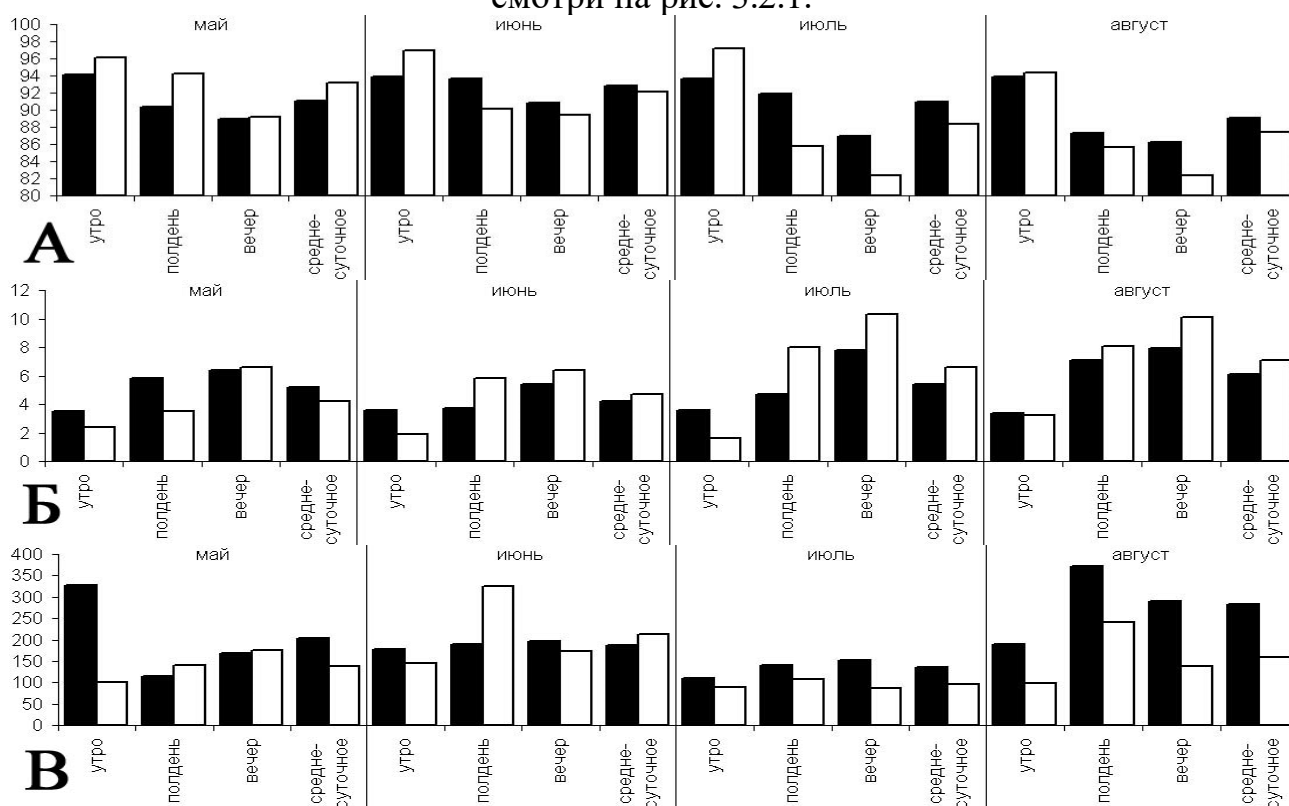


Рисунок 3.2.4. Изменение (А) относительного содержания воды (%), (Б) дефицита водного насыщения (%), (В) интенсивности транспирации (мг/г·час), листьев дуба в течение суток и вегетационного периода в условиях УПЦ. Условные обозначения смотри на рис. 3.2.1.

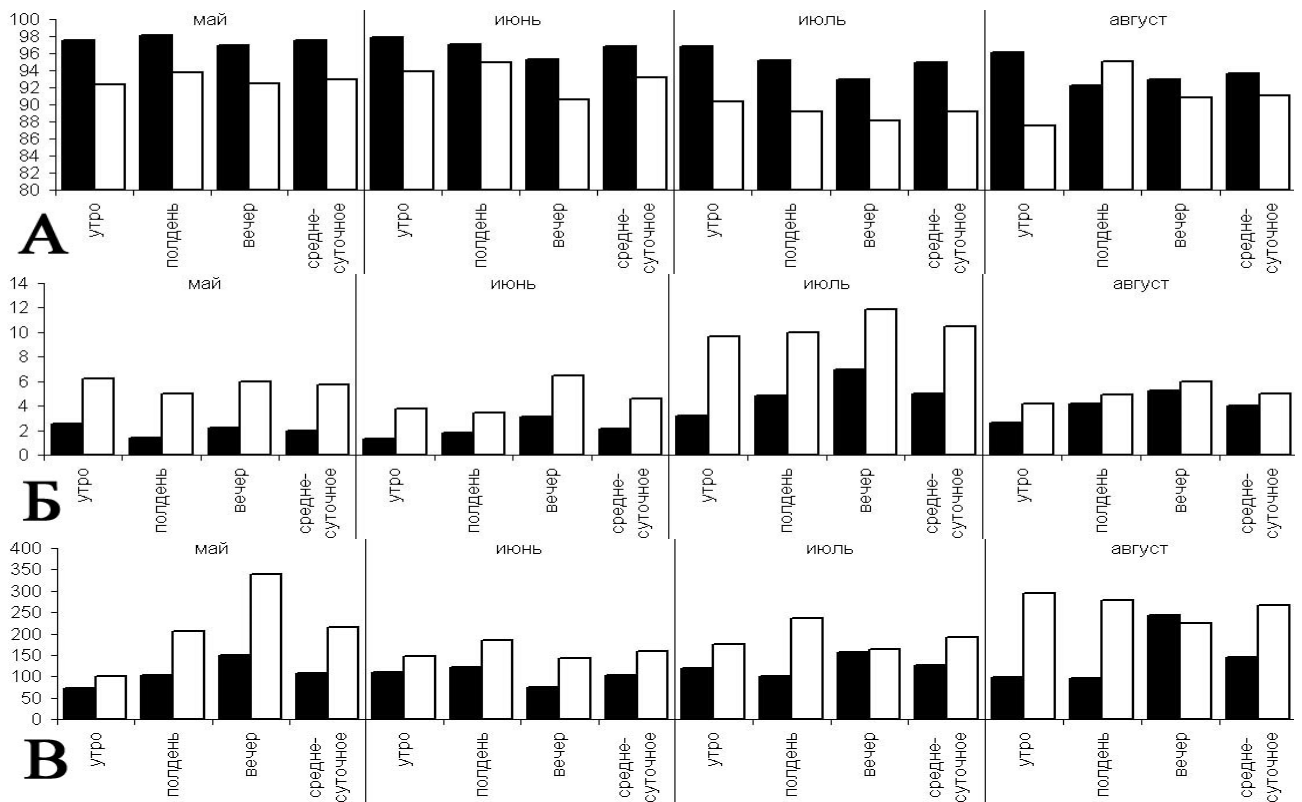


Рисунок 3.2.5. Изменение (А) относительного содержания воды (%), (Б) дефицита водного насыщения (%), (В) интенсивности транспирации (мг/г·час), листьев липы в течение суток и вегетационного периода в условиях УПЦ. Условные обозначения смотри на рис. 3.2.1.

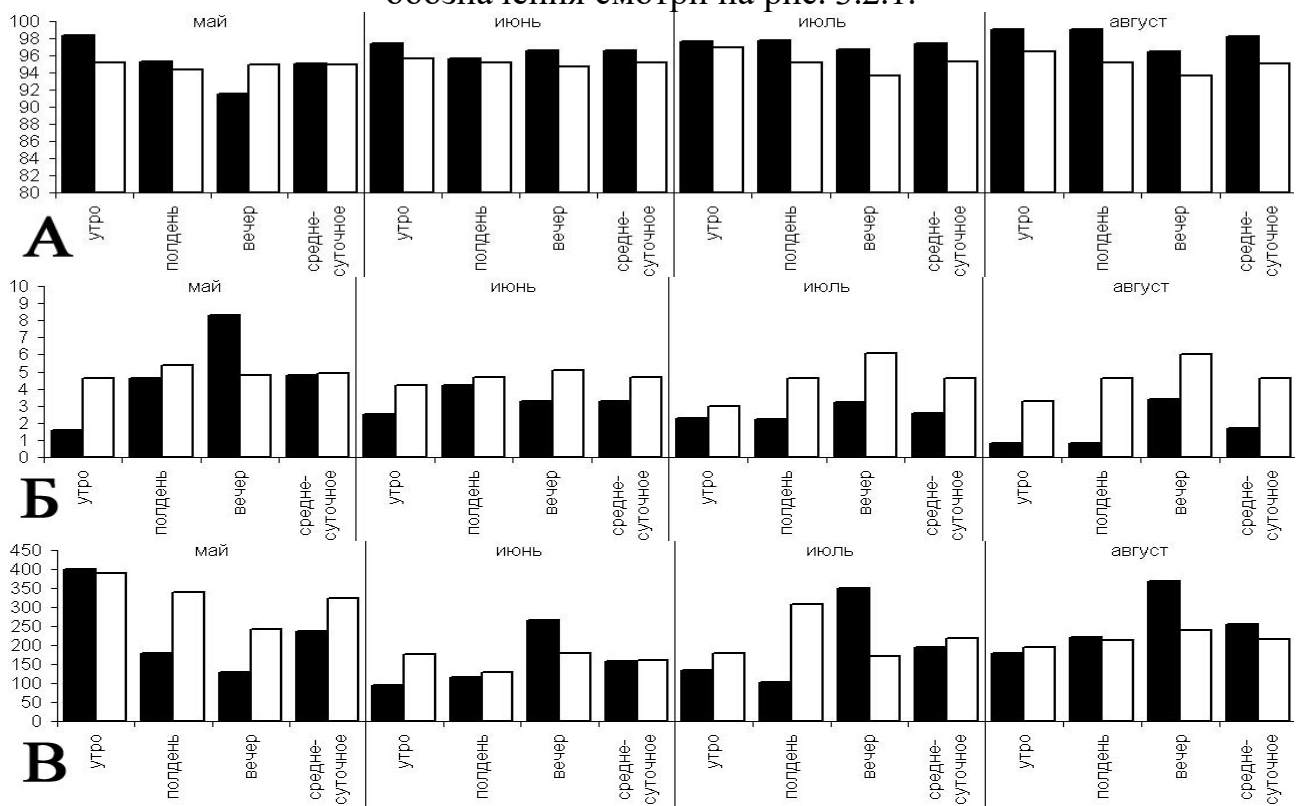


Рисунок 3.2.6. Изменение (А) относительного содержания воды (%), (Б) дефицита водного насыщения (%), (В) интенсивности транспирации (мг/г·час), листьев березы в течение суток и вегетационного периода в условиях УПЦ. Условные обозначения смотри на рис. 3.2.1.

Таблица 3.2.1. Достоверность различий по критерию Стьюдента между показателями водного обмена хвои и листьев в условиях загрязнения и в контроле (жирным шрифтом выделены достоверные различия).

Месяц	Время суток	Относительное содержание воды			Дефицит водного насыщения			Интенсивности транспирации		
		T <sub>эмп</sub>	p*	P**	T <sub>эмп</sub>	p	P	T <sub>эмп</sub>	p	P
Сосна										
Май	Утро	<b>-3,15</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	<b>3,15</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	0,07	0,05	0,95
	Полдень	-0,21	0,05	0,84	0,21	0,05	0,84	<b>-2,73</b>	<b>0,05</b>	<b>0,013</b>
	Вечер	-0,27	0,05	0,79	0,12	0,05	0,91	<b>6,16</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000003</b>
Июнь	Утро	<b>-2,36</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>2,25</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>5,41</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00002</b>
	Полдень	-1,86	0,05	0,07	1,86	0,05	0,07	<b>4,13</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0003</b>
	Вечер	0,62	0,05	0,54	-0,61	0,05	0,54	1,34	0,05	0,19
Июль	Утро	0,85	0,05	0,41	-0,85	0,05	0,41	-0,02	0,05	0,99
	Полдень	<b>-4,36</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0003</b>	<b>4,36</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0003</b>	0,65	0,05	0,52
	Вечер	1,63	0,05	0,12	-1,63	0,05	0,12	<b>3,16</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>
Август	Утро	<b>5,03</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00002</b>	<b>-5,04</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00001</b>	0,15	0,05	0,88
	Полдень	<b>-5,19</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000009</b>	<b>5,18</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000009</b>	0,94	0,05	0,36
	Вечер	<b>4,13</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>-4,14</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>-3,03</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>
Лиственница										
Май	Утро	<b>-14,6</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>14,15</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-14,5</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000002</b>
	Полдень	<b>-5,13</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00002</b>	<b>5,13</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00002</b>	<b>-6,33</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000004</b>
	Вечер	<b>-3,3</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	<b>3,71</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0009</b>	<b>-27,33</b>	<b>0,05</b>	<b>0</b>
Июнь	Утро	1,26	0,05	0,22	-1,26	0,05	0,22	<b>4,21</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0003</b>
	Полдень	<b>-2,43</b>	<b>0,05</b>	<b>0,022</b>	<b>2,69</b>	<b>0,05</b>	<b>0,011</b>	<b>3,53</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>
	Вечер	<b>3,41</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	<b>-3,41</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	<b>3,02</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>
Июль	Утро	<b>-2,56</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>2,57</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>5,47</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000009</b>
	Полдень	1,57	0,05	0,13	-1,57	0,05	0,13	<b>3,49</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>
	Вечер	-0,77	0,05	0,46	0,76	0,05	0,46	<b>3,53</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>
Август	Утро	-0,16	0,05	0,87	0,16	0,05	0,87	<b>11,82</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>
	Полдень	1,35	0,05	0,19	-0,92	0,05	0,37	<b>3,27</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>
	Вечер	-0,83	0,05	0,41	0,83	0,05	0,42	<b>3,87</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0007</b>
Ель										
Май	Утро	-1,77	0,05	0,09	1,91	0,05	0,07	0,94	0,05	0,35
	Полдень	1,98	0,05	0,06	<b>-2,14</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>	0,17	0,05	0,87
	Вечер	-1,44	0,05	0,16	0,4	0,05	0,69	1,51	0,05	0,14
Июнь	Утро	<b>7,56</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-8,47</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	-0,8	0,05	0,43
	Полдень	<b>4,16</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0003</b>	<b>-4,71</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00006</b>	<b>-3,25</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>
	Вечер	<b>-2,64</b>	<b>0,05</b>	<b>0,012</b>	2,01	0,05	0,05	<b>3,18</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>
Июль	Утро	<b>13,43</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-16,01</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	1,16	0,05	0,26
	Полдень	<b>5,38</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000005</b>	<b>-5,6</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000003</b>	-1,02	0,05	0,33
	Вечер	<b>9,99</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-10,94</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	-1,48	0,05	0,16
Август	Утро	<b>-3,79</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0006</b>	<b>3,35</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	<b>-5,5</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00001</b>
	Полдень	<b>2,43</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	<b>-3,01</b>	<b>0,01</b>	<b>0,005</b>	<b>-2,85</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>
	Вечер	<b>4,17</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>-4,21</b>	<b>0,01</b>	<b>0,0002</b>	<b>-2,71</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>



Месяц	Время суток	Относительное содержание воды			Дефицит водного насыщения			Интенсивности транспирации		
		T <sub>эмп</sub>	p*	P**	T <sub>эмп</sub>	p	P	T <sub>эмп</sub>	p	P
<b>Дуб</b>										
Май	Утро	<b>-3,13</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	<b>3,11</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>	<b>5,18</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000008</b>
	Полдень	<b>-4,04</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0003</b>	<b>3,93</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0004</b>	-0,98	0,05	0,33
	Вечер	-0,48	0,05	0,64	-0,45	0,05	0,65	-0,29	0,05	0,77
Июнь	Утро	<b>-3,85</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0005</b>	<b>3,74</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0006</b>	1,23	0,05	0,23
	Полдень	<b>3,68</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0007</b>	<b>-3,88</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0004</b>	-1,99	0,05	0,05
	Вечер	1,21	0,05	0,23	-1,53	0,05	0,13	0,83	0,05	0,41
Июль	Утро	<b>-4,89</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00002</b>	<b>4,81</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00002</b>	1,47	0,05	0,15
	Полдень	<b>9,097</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-7,05</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	1,18	0,05	0,25
	Вечер	<b>3,51</b>	<b>0,01</b>	<b>0,001</b>	<b>-3,17</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	<b>2,56</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>
Август	Утро	-0,31	0,05	0,76	0,19	0,05	0,84	<b>3,83</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0005</b>
	Полдень	1,35	0,05	0,19	-1,48	0,05	0,15	<b>2,14</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>
	Вечер	<b>3,25</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	<b>-2,94</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>	<b>2,95</b>	<b>0,01</b>	<b>0,005</b>
<b>Липа</b>										
Май	Утро	<b>4,014</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0006</b>	<b>-3,47</b>	<b>0,001</b>	<b>0,002</b>	-1,79	0,05	0,09
	Полдень	<b>2,39</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>-2,44</b>	<b>0,05</b>	<b>0,023</b>	<b>-2,98</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>
	Вечер	<b>4,01</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0004</b>	<b>-4,17</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>-2,32</b>	<b>0,01</b>	<b>0,03</b>
Июнь	Утро	<b>3,13</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>	<b>-2,98</b>	<b>0,01</b>	<b>0,008</b>	-1,47	0,05	0,15
	Полдень	1,51	0,05	0,15	-1,67	0,05	0,11	<b>-2,69</b>	<b>0,05</b>	<b>0,013</b>
	Вечер	<b>4,15</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>-4,28</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0001</b>	<b>-3,15</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>
Июль	Утро	<b>3,03</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>	<b>3,28</b>	<b>0,01</b>	<b>0,008</b>	<b>3,47</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>
	Полдень	<b>5,51</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>5,67</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0001</b>	<b>8,69</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00003</b>
	Вечер	<b>3,15</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	<b>3,28</b>	<b>0,01</b>	<b>0,001</b>	1,98	0,05	0,004
Август	Утро	2,25	0,05	0,06	-1,37	0,05	0,21	<b>-4,61</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00007</b>
	Полдень	<b>5,02</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00001</b>	<b>5,73</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00001</b>	<b>-6,02</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000001</b>
	Вечер	1,59	0,05	0,12	-0,87	0,05	0,38	0,66	0,05	0,52
<b>Береза</b>										
Май	Утро	<b>7,85</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-7,81</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	0,12	0,05	0,89
	Полдень	<b>2,29</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>-2,22</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>-2,72</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>
	Вечер	<b>-8,55</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>8,64</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-3,85</b>	<b>0,01</b>	<b>0,0005</b>
Июнь	Утро	<b>4,09</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0003</b>	<b>-4,08</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0003</b>	-1,56	0,05	0,13
	Полдень	0,78	0,05	0,44	-0,78	0,05	0,44	-0,61	0,05	0,55
	Вечер	<b>3,43</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	<b>-3,41</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	1,27	0,05	0,22
Июль	Утро	<b>2,62</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	<b>-2,61</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	-1,67	0,05	0,12
	Полдень	<b>8,26</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-8,23</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-4,52</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00007</b>
	Вечер	<b>10,73</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-10,57</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>3,74</b>	<b>0,05</b>	<b>0,0008</b>
Август	Утро	<b>8,02</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-7,98</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	-0,49	0,05	0,63
	Полдень	<b>12,17</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	<b>-12,21</b>	<b>0,001</b>	<b>0</b>	0,22	0,05	0,83
	Вечер	<b>5,69</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000002</b>	<b>-5,69</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000002</b>	<b>3,24</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>

\*p – уровень значимости;

\*\*P – вероятность справедливости гипотезы.

В первой половине вегетации промышленное загрязнение вызывает снижение ОСВ и увеличение ДВН хвои сосны относительно контроля, а во второй половине вегетации, напротив, ОСВ в условиях загрязнения превосходит контрольные значения, а ДВН характеризуется пониженными значениями. В суточной динамике оводненность хвои нарушена: в условиях загрязнения в первой половине вегетации наблюдается рост ОСВ и спад ДВН на протяжении всего дня, но во второй половине вегетации, напротив, спад ОСВ и рост ДВН на протяжении всего дня; в то же время в контроле на протяжении всего вегетационного периода наблюдается увеличение ОСВ к полудню и спад к вечеру, при этом ДВН, напротив, характеризуется спадом к полудню и ростом к вечеру. В вегетационной динамике и в загрязненных, и в контрольных условиях наблюдается рост ОСВ к середине и спад к концу вегетации, а также симметричный спад ДВН до июля и рост в августе.

У лиственницы как подавление, так и стимуляция показателей ОСВ и ДВН хвои в условиях загрязнения относительно контроля наблюдается бессистемно как в течение дня, так и в динамике вегетации. Видимо следует говорить о чутком реагировании ОСВ и ДВН хвои на интенсивность загрязнения в течение дня на протяжении всей вегетации. В суточной динамике оводненность хвои нарушена: в условиях загрязнения наблюдается рост ОСВ к полудню и снижение к вечеру, которые протекают на фоне снижения ДВН к полудню и роста к вечеру. Эти тенденции прослеживаются в течение всей вегетации. В контроле в первой половине вегетации также наблюдается рост ОСВ к полудню и снижение к вечеру на фоне снижения ДВН к полудню и роста к вечеру, а во второй половине – постоянные спад ОСВ и рост ДВН в течение дня. В течение вегетации и в загрязненных, и в контрольных условиях наблюдается рост ОСВ до июля и спад в августе, и адекватный спад ДВН до июля и рост в августе.

У ели, так же как и у лиственницы, как подавление, так и стимуляция показателей ОСВ и ДВН хвои в условиях загрязнения относительно контроля наблюдается бессистемно как в течение дня, так и в динамике вегетации. Видимо следует говорить о чутком реагировании ОСВ и ДВН хвои на интенсивность

загрязнения в течение дня на протяжении всей вегетации. В суточной динамике оводненность хвои нарушена: и в загрязненных, и в контрольных условиях наблюдается постоянный спад ОСВ и рост ДВН в течение дня. Эти тенденции прослеживаются в течение всей вегетации. В динамике вегетационного периода и в загрязненных, и в контрольных условиях наблюдается постоянный спад ОСВ и рост ДВН хвои.

У дуба с июня по август в условиях загрязнения наблюдается закономерность: подавление утреннего ОСВ и стимуляция полуденного и вечернего ОСВ относительно контроля. Противоположная закономерность прослеживается в отношении ДВН: стимуляция утренних значений и подавление полуденных и вечерних относительно контроля. В суточной динамике оводненность листьев нарушена: и в загрязненных, и в контрольных условиях наблюдается постоянный значительный спад ОСВ и постоянный рост ДВН в течение дня. В течение вегетации и в загрязненных, и в контрольных условиях наблюдается постоянный спад ОСВ и постоянный рост ДВН листьев, особенно во второй половине вегетации.

Промышленное загрязнение вызывает значительную стимуляцию ОСВ и подавление ДВН листьев липы относительно контроля в течение всего дня. Эти тенденции прослеживаются в течение всей вегетации. В суточной динамике оводненность листьев нарушена: в условиях загрязнения наблюдается постоянное увеличение ОСВ и снижение ДВН в течение дня, незначительные в первой половине вегетации и значительные во второй половине вегетации. В контроле ОСВ повышается к полудню и снижается к вечеру в течение всей вегетации. В отношении ДВН наблюдается постоянный суточный рост этого показателя, сохраняющийся на протяжении всей вегетации. В динамике вегетационного периода и в загрязненных, и в контрольных условиях наблюдается постоянный спад ОСВ листьев. В отношении ДВН и в загрязненных, и в контрольных условиях наблюдается рост до июля и спад в августе.

Промышленное загрязнение вызывает стимуляцию ОСВ и подавление ДВН листьев березы относительно контроля в течение всего дня. Эти тенденции

прослеживаются в течение всей вегетации, причем во второй половине вегетации проявляются ярче, чем в первой. В суточной динамике оводненность листьев нарушена: и в загрязненных, и в контрольных условиях происходит постоянное и незначительное снижение ОСВ в течение дня, но в то же время постоянное, но значительное, увеличение ДВН. В вегетационной динамике происходит постоянное, но незначительное, увеличение ОСВ и значительное снижение ДВН листьев в условиях загрязнения; в контроле эти показатели поддерживаются практически на одном уровне.

Из трех рассматриваемых характеристик водного обмена более информативным является ИТ, так как наиболее подвержен изменениям в течение дня, вегетационного периода и в условиях промышленного загрязнения и значительно различается у исследуемых древесных видов (рис. 3.2.1В-3.2.6В). Среди хвойных наибольшее варьирование этого показателя наблюдается у сосны (в пределах 186,5-1532,4 мг/г·час), наименьшее у ели (36,9-106,5 мг/г·час), лиственница занимает промежуточное положение (225,9-1327,2 мг/г·час), а среди лиственных наибольшее варьирование этого показателя наблюдается у березы (95,5-398,7 мг/г·час), наименьшее у липы (73,2-338,8 мг/г·час), дуб занимает промежуточное положение (86,8-372 мг/г·час). Рассмотрим какие наблюдаются видоспецифические адаптивные реакции (достоверность различий представлена в табл. 3.2.1).

Промышленное загрязнение вызывает значительное увеличение ИТ хвои сосны по сравнению с контролем. Суточная динамика ИТ нарушена: в течение всего вегетационного периода (за исключением июня) происходит либо постоянный спад ИТ в течение дня, либо снижение к полудню и возрастание к вечеру. Этот дисбаланс характерен как для загрязненных, так и для контрольных условий. В вегетационной динамике показано значительное и достоверное снижение ИТ в условиях загрязнения и значительный рост в контроле. Тесной корреляционной взаимосвязи между ИТ и ОСВ ( $r=0,14$  в промзоне и  $r=0,29$  в контроле), ИТ и ДВН ( $r=-0,14$  в промзоне и  $r=0,3$  в контроле) не обнаружено (табл. 3.2.2).

В условиях загрязнения наблюдается значительное увеличение ИТ хвои

лиственницы по сравнению с контролем (за исключением мая). Показано нарушение суточного транспирационного процесса, которое проявляется либо в значительном снижении ИТ к полудню и возрастании к вечеру, либо в постоянном увеличении / постоянном снижении в течение дня. Эти нарушения в большей степени наблюдаются в зоне сильного загрязнения в динамике всего вегетационного периода. В контроле такие нарушения наблюдаются только в первой половине вегетационного периода, а во второй половине вегетации в целом «классический» ход суточной транспирации. В динамике вегетации показан значительный и достоверный спад ИТ и в загрязненных, и в контрольных условиях. Тесной корреляционной связи между ИТ и ОСВ ( $r=0,07$  в промзоне и  $r=0,005$  в контроле), ИТ и ДВН ( $r=-0,07$  в промзоне и  $r=-0,02$  в контроле) не обнаружено (табл. 3.2.2).

Таблица 3.2.2. Корреляция между показателями водного обмена хвои и листьев в условиях загрязнения и в контроле.

Древесный вид	Промзона		Контроль	
	ИТ:ДВН	ИТ:ОСВ	ИТ:ДВН	ИТ:ОСВ
Сосна	0,14	-0,14	0,29	0,3
Лиственница	0,07	-0,07	0,005	-0,02
Ель	0,66	-0,65	-0,44	-0,44
Дуб	-0,29	0,24	-0,17	0,17
Липа	0,43	0,46	-0,06	-0,18
Береза	0,21	-0,21	-0,17	0,16

У ели в условиях загрязнения в начале вегетации наблюдается стимуляция ИТ хвои относительно контроля, в конце вегетации – подавление, а в середине вегетации – подавление утренней ИТ и стимуляция полуденной и вечерней. В целом ИТ в загрязненных и в контрольных условиях достоверно не различаются, следовательно существенного влияния загрязнения на нее не наблюдается. Показано нарушение суточного транспирационного процесса, которое проявляется в значительном снижении ИТ к полудню и увеличении к вечеру или постоянном увеличении ИТ в течение дня. В контрольных условиях суточная транспирация в целом характеризуется «классическим» ходом. В течение вегетации выявлено снижение ИТ, значительное и

достоверное в загрязненных условиях и незначительное в контроле. В загрязненных условиях между ИТ и ОСВ и между ИТ и ДВН наблюдается «средние» корреляционные взаимосвязи ( $r=0,66$  и  $r=-0,65$  соответственно), а в контроле – «слабые» ( $r=0,44$  и  $r=-0,44$  соответственно) корреляционные взаимосвязи (табл. 3.2.2).

В условиях загрязнения наблюдается значительная стимуляция ИТ листьев дуба относительно контроля, однако достоверно эта реакция проявляется только в августе. В условиях загрязнения показано нарушение суточного транспирационного процесса (за исключением августа), которое проявляется в постоянном увеличении ИТ в течение дня (наиболее ярко этот дисбаланс наблюдается в мае). В контроле суточная динамика транспирации характеризуется в целом «классическим» ходом. В динамике вегетации и в загрязненных, и в контрольных условиях наблюдаются значительные колебания ИТ: увеличение в июне, снижение в июле и снова увеличение в августе. Тесной корреляционной взаимосвязи между ИТ и ОСВ ( $r=-0,29$  в промзоне и  $r=-0,17$  в контроле), ИТ и ДВН ( $r=0,24$  в промзоне и  $r=0,17$  в контроле) не обнаружено (табл. 3.2.2).

У липы в условиях загрязнения выявлено значительное и достоверное относительно контроля подавление ИТ листьев. Показано нарушение суточного транспирационного процесса, которое проявляется в значительном снижении ИТ к полудню и увеличении к вечеру или в постоянном росте ИТ в суточной динамике (за исключением июня). В контрольных условиях наблюдается в целом «классический» ход суточной транспирации. В течение вегетации в условиях загрязнения выявлено незначительное увеличение ИТ, а в контроле значительное снижение к середине вегетации и рост к концу. В условиях загрязнения наблюдаются «слабые» корреляционные связи (табл. 3.2.2) между ИТ и ОСВ ( $r=0,43$ ), ИТ и ДВН ( $r=0,46$ ), а в контроле – «очень слабые» ( $r=-0,06$ ,  $r=-0,18$  соответственно).

У березы в условиях загрязнения в начале вегетации наблюдается стимуляция ИТ листьев относительно контроля утром, но значительное

подавление в полдень и вечером; в середине вегетации – подавление утренней и полуденной ИТ, но значительная стимуляция вечерней; в конце вегетации – подавление утренней ИТ, но значительная стимуляция полуденной и вечерней. Суточный ход транспирации в условиях загрязнения и в контроле нарушен: наблюдаются как постоянный рост ИТ в течение дня, так и постоянное снижение, либо значительное снижение ИТ к полудню и возрастание к вечеру. В динамике вегетационного периода в условиях загрязнения и в контроле выявлен значительный спад ИТ к середине вегетации и рост к концу. Тесной корреляционной взаимосвязи между ИТ и ОСВ ( $r=0,21$  в промзоне и  $r=-0,17$  в контроле), ИТ и ДВН ( $r=-0,21$  в промзоне и  $r=0,16$  в контроле) не обнаружено (табл. 3.2.2).

Следует отметить, что у сосны и лиственницы уровень ИТ значительно больше, чем у ели, а у березы значительно превосходит таковой у дуба и липы, что объясняется экологией видов, разницей в толщине кутикулы и строении устьичного и аппарата.

Результаты исследований показывают как отсутствие значимого влияния углеводородного загрязнения на одни параметры водного обмена, так и наличие этого влияния на другие параметры. Так, не обнаружено значительного влияния нефтехимического загрязнения на ОСВ и ДВН древесных видов. Данные параметры водного обмена находятся далеко от критических границ иссушения (высокое ОСВ 80-99% и низкий ДВН 1-16%), что говорит об их устойчивости к стрессовому фактору и о том, что физиологические процессы протекают без нарушений. У всех лиственных древесных видов в условиях загрязнения наблюдается увеличение ОСВ и снижение ДВН относительно контроля. У сосны аналогичная реакция наблюдается только во второй половине вегетационного периода. У лиственницы и ели невозможно сделать четкого вывода о влиянии загрязнения на ОСВ и ДВН, но в течение вегетации в условиях загрязнения у лиственницы наиболее часто проявляется подавление ОСВ и увеличение ДВН, а у ели напротив увеличение ОСВ и подавление ДВН. Однако, у всех исследованных видов нарушена суточная динамика ОСВ и ДВН, что свидетельствует о наличии

влияния загрязнения на дисбаланс этих показателей. Вегетационная динамика этих показателей имеет нормальный «классический» ход только у сосны и лиственницы. Ель и лиственные древесные виды характеризуются нарушением вегетационной динамики этих показателей, что свидетельствует о наличии дисбаланса. Нефтехимическое загрязнение стимулирует проявление наиболее ярких видоспецифических реакций в отношении ИТ. В условиях промышленного загрязнения у сосны, лиственницы и дуба показано значительное увеличение ИТ относительно контроля, но у липы выявлено ее значительное и достоверное подавление. У ели и березы в этом отношении нет единых тенденций, поэтому невозможно сделать четкого вывода о влиянии загрязнения на ИТ хвои и листьев, но в течение вегетации у обоих видов наиболее часто проявляется подавление ИТ в условиях загрязнения. Выявлено нарушение суточного хода транспирации в условиях загрязнения у лиственницы, ели, дуба и липы, в контроле у этих пород наблюдается «классический» ход этого показателя; однако у сосны и березы такое нарушение наблюдается и в загрязненных, и в контрольных условиях. У всех исследованных древесных видов и в загрязненных, и в контрольных условиях нарушена вегетационная динамика ИТ. Значительное увеличение ИТ в условиях загрязнения, а также нарушения суточной и вегетационной динамики, с одной стороны, свидетельствуют о потере хвоей и листьями возможности в полной мере контролировать транспирационный процесс в условиях атмосферного загрязнения. С другой стороны, значительное увеличение ИТ в условиях загрязнения относительно контроля при высоком ОСВ и низком ДВН говорит о наличии значительного адаптивного потенциала, при котором растению нет необходимости подавлять транспирационный процесс для уменьшения газообмена и проникновения токсикантов в ассимиляционный аппарат. В этом случае повышение ОСВ может свидетельствовать о переводе воды в осмотически неактивную форму для поддержания тургора. Наиболее «сильными» корреляционными связями между ИТ и ОСВ и между ИТ и ДВН характеризуются ель и липа, у остальных видов тесных корреляционных взаимосвязей не обнаружено.



Анализ адаптивных реакций (табл. 3.2.3) показывает, что в условиях загрязнения относительно контроля показатели водного обмена как в течение дня, так и в течение вегетационного периода постоянно меняются в зависимости от внешних условий. За редким исключением (ИТ у лиственницы, ИТ и ОСВ у липы) можно наблюдать случаи, когда подавляющее большинство реакций являются однонаправленными, в остальных случаях реакции разнонаправленные в течение дня и особенно в динамике вегетации.

Таблица 3.2.3. Адаптивные реакции водного обмена хвои и листьев лесообразователей на углеводородное загрязнение в условиях УПЦ (адаптивные реакции: для ОСВ: ↑↑ – стрессовая, ↑ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↓ – умеренно-толерантная, ↓↓ – толерантная; для ДВН и ИТ: ↓↓ – стрессовая, ↓ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↑ – умеренно-толерантная, ↑↑ – толерантная).

	Май			Июнь			Июль			Август			Май			Июнь			Июль			Август			
	Утро	Полдень	Вечер	Утро	Полдень	Вечер	Утро	Полдень	Вечер	Утро	Полдень	Вечер	Утро	Полдень	Вечер	Утро	Полдень	Вечер	Утро	Полдень	Вечер	Утро	Полдень	Вечер	
	Сосна												Дуб												
ОСВ	↓↓	(–)	(–)	↓↓	↓	↑	↑	↓↓	↑	↑↑	↓↓	↑↑	↓	↓↓	(–)	↓↓	↑↑	↑	↓↓	↑↑	↑↑	(–)	↑	↑↑	
ДВН	↑↑	(–)	(–)	↑↑	↑	↓	↓	↑↑	↓	↓↓	↑↑	↓↓	↑	↑↑	(–)	↑↑	↓↓	↓	↑↑	↓↓	↓↓	(–)	↓	↓↓	
ИТ	(–)	↓	↑↑	↑↑	↑↑	↑	(–)	↑	↑↑	(–)	↑	↓↓	↑↑	↓	(–)	↑	↓↓	↑	↑	↑	↑	↑↑	↑↑	↑↑	
	Лиственница												Липа												
ОСВ	↓↓	↓↓	↓↓	↑	↓	↑↑	↓↓	↑	↓	(–)	↑	↓	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↓	↑
ДВН	↑↑	↑↑	↑↑	↓	↑	↓↓	↑↑	↓	↑	(–)	↓	↑	↓↓	↓↓	↓↓	↓↓	↓	↓↓	↓↓	↓↓	↓↓	↓↓	↓	↓	↓
ИТ	↓↓	↓↓	↓↓	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↓	↓↓	↓↓	↓	↓↓	↓↓	↓↓	↓↓	↓↓	(–)	↓↓	↓↓	↑
	Ель												Береза												
ОСВ	(–)	(–)	(–)	↑	↑	(–)	↑↑	(–)	↑↑	↓	↑	↑	↑↑	(–)	↓↓	↑	(–)	↑	(–)	↑	↑	↑	↑	↑↑	↑
ДВН	(–)	(–)	(–)	↓↓	↓	(–)	↓↓	(–)	↓↓	↑	↓	↓	↓↓	(–)	↑↑	↓	(–)	↓	(–)	↓↓	↓↓	↓↓	↓↓	↓↓	↓↓
ИТ	↑	(–)	↑↑	↓	↓↓	↑↑	↑↑	↓	↓	↓↓	↓↓	↓↓	(–)	↓↓	↓↓	↓	(–)	↑	↓	↓↓	↑↑	(–)	(–)	↑↑	↑↑

↑↑ – значительное и достоверное увеличение параметров водного обмена при усилении загрязнения;

↑ – незначительное и недостоверное увеличение параметров водного обмена при усилении загрязнения;

(–) – изменения параметров водного обмена отсутствуют;

↓ – незначительное и недостоверное уменьшение параметров водного обмена при усилении загрязнения;

↓↓ – значительное и достоверное уменьшение параметров водного обмена при усилении загрязнения.

Однако, с некоторой долей условности, можно выделить следующие наиболее общие адаптивные реакции показателей водного обмена хвои и листьев изученных лесообразователей в ответ на промышленное загрязнение:

ОСВ:

- стрессовая (значительное повышение ОСВ): сосна, дуб, липа;
- умеренно-стрессовая (незначительное повышение ОСВ): ель, береза;
- умеренно-толерантная (незначительное снижение ОСВ): лиственница.

ДВН:

- стрессовая (значительное снижение ДВН): сосна, дуб, липа, береза;
- умеренно-стрессовая (незначительное снижение ДВН) ель;
- умеренно-толерантная (незначительное повышение ДВН): лиственница.

ИТ:

- стрессовая (значительное снижение ИТ): ель, липа;
- толерантная (значительное повышение ИТ): сосна, лиственница, дуб, береза.

В целом по водному обмену:

- стрессовая (подавление ИТ → повышение ОСВ → снижение ДВН): ель, липа;
- стрессовая (разнонаправленные реакции: усиление ИТ – повышение ОСВ – снижение ДВН): сосна, дуб, береза;
- толерантная (усиление ИТ → снижение ОСВ → повышение ДВН): лиственница.

### **Выводы**

1. Хвоя и листья исследованных видов характеризуются высокими показателями ОСВ и низкими показателями ДВН, данные параметры водного обмена находятся далеко от критических границ иссушения, что свидетельствует об их устойчивости к действию техногенных факторов.

2. Все лиственные древесные виды характеризуются увеличением ОСВ и снижением ДВН в условиях загрязнения относительно контроля, сосна характеризуется сменой адаптивных реакций в динамике вегетации и данная реакция наблюдается только во второй половине вегетационного периода, а для лиственницы и ели невозможно сделать четкого вывода о влиянии загрязнения на эти показатели.

3. У всех исследованных видов нарушена суточная динамика ОСВ и ДВН. Вегетационная динамика этих показателей имеет нормальный «классический» ход только у сосны и лиственницы, у остальных пород суточная динамика нарушена.

4. В условиях углеводородного загрязнения ИТ у сосны, лиственницы и дуба характеризуется значительным увеличением относительно контроля, в то время как у липы выявлено ее значительное и достоверное подавление. У ели и березы невозможно сделать четкого вывода о влиянии загрязнения на ИТ хвои и листьев.

5. Выявлено нарушение суточного хода транспирации в условиях загрязнения у всех исследованных древесных видов. В контроле нормальный ход этого показателя наблюдается только у лиственницы, ели, дуба и липы. У всех древесных видов и в загрязненных, и в контрольных условиях нарушена вегетационная динамика ИТ.

6. Наиболее тесными корреляционными связями между ИТ и ОСВ и между ИТ и ДВН характеризуются ель и липа, у остальных видов тесных корреляционных взаимосвязей не обнаружено.

7. Из всех исследованных параметров водного обмена наиболее информативным и изменчивым под действием стрессовых факторов является ИТ. Полученные результаты по водному обмену согласуются с тезисами об экологической видоспецифичности и популяционной неоднородности видов, что необходимо учитывать при оценке состояния древостоев и прогнозировании их устойчивости и продуктивности в условиях промышленного загрязнения.

8. Выявлены адаптивные реакции водного обмена хвои и листьев изученных древесных видов в ответ на углеводородное загрязнение: «стрессовая» – сосна, ель, дуб, липа, береза, «толерантная» – лиственница. Для каждого вида показана относительная независимость адаптивных реакций различных параметров водного обмена, проявляющаяся в динамике всего вегетационного периода.

### 3.3. Пигментный комплекс хвои/листьев

В условиях нефтехимического загрязнения в хвое сосны до июля выявлен существенный и достоверный рост концентрации хлорофилла *a* и хлорофилла *b* по сравнению с контролем, однако в августе отмечается противоположная картина – существенное и достоверное уменьшение концентрации хлорофиллов. В то же время в загрязненных условиях в течение всей вегетации наблюдается столь же существенное и достоверное снижение концентрации каротиноидов относительно контроля (рис. 3.3.1, табл. 3.3.1). Данные колебания отражаются на суммарном содержании всех пигментов: в динамике вегетации отсутствуют четкие тенденции, значительные увеличения или уменьшения не имеют закономерностей. Показан ряд снижения концентрации пигментов в хвое сосны: каротиноиды > хлорофилл *a* > хлорофилл *b*. В вегетационной динамике выявлено значительное уменьшение концентрации хлорофиллов, каротиноидов и суммы пигментов до июля и в загрязненных, и в контрольных условиях, однако в августе отмечается скачек возрастания этих показателей. И в загрязненных, и в контрольных условиях показано постоянство в соотношении «Хл *a* / Хл *b*», в динамике вегетации этот показатель составляет 1,6 (табл. 3.3.2), что свидетельствует об отсутствии существенного влияния нефтехимического загрязнения на стабильность формирования хлорофиллов в хвое сосны. Однако, соотношение «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» более подвержено влиянию стрессовых факторов: в условиях загрязнения данное соотношение значительно увеличивается по сравнению с контролем, что свидетельствует о существенном увеличении доли хлорофиллов на фоне уменьшения доли каротиноидов. В вегетационной динамике в зоне сильного загрязнения отмечается уменьшение соотношения хлорофиллов к каротиноидам и рост в контроле.

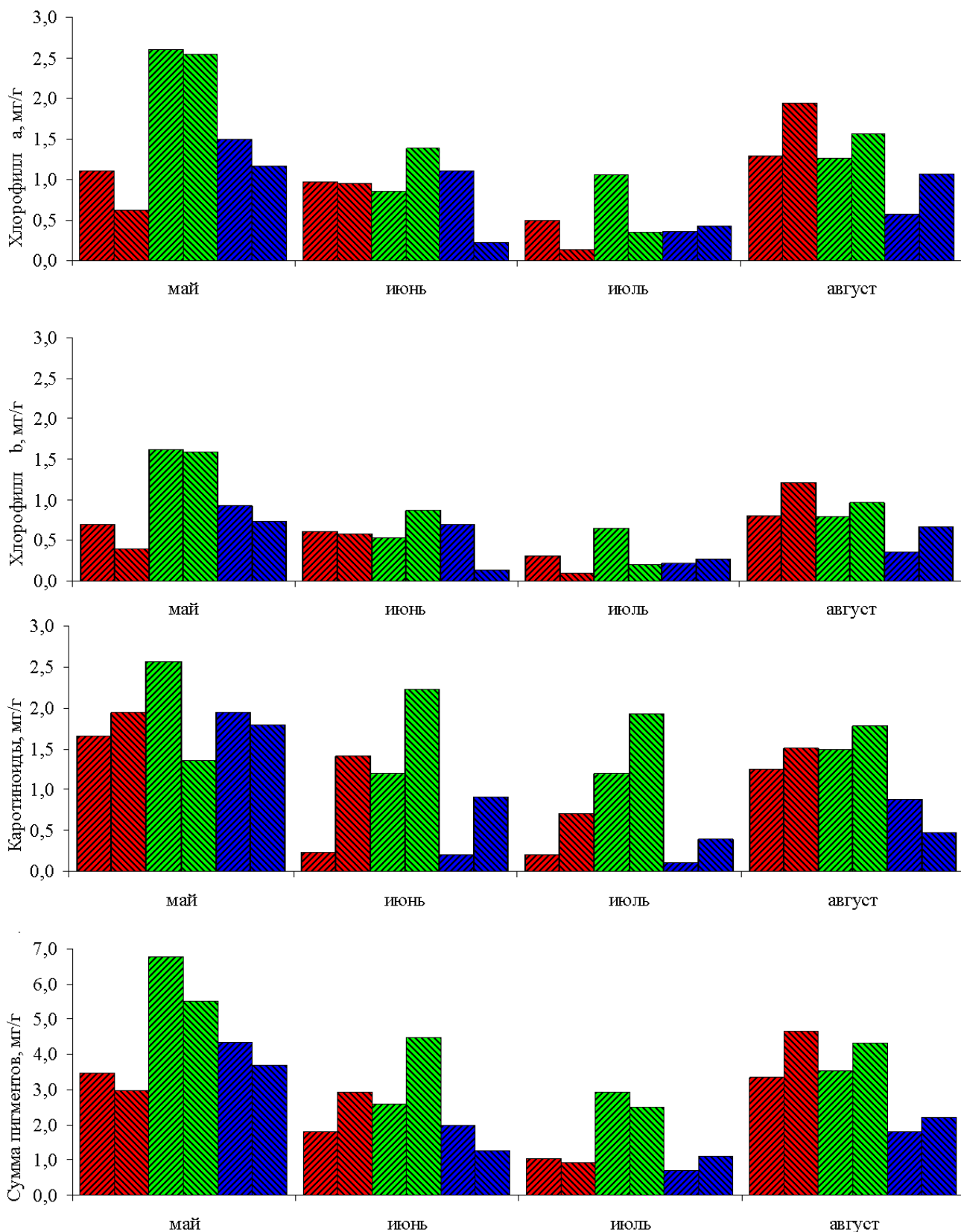


Рисунок 3.3.1. Содержание пигментов в хвое сосны обыкновенной, лиственницы Сукачева, ели сибирской в условиях УПЦ (в мг/г сырой массы) в динамике вегетационного периода. Условные обозначения:

- – сосна, промзона;
- – лиственница, промзона;
- – ель, промзона;
- – сосна, контроль;
- – лиственница, контроль.
- – ель, контроль;

Таблица 3.3.1. Достоверность различий по критерию Стьюдента между содержанием пигментов в условиях загрязнения и в контроле (жирным шрифтом выделены достоверные различия).

Месяц	Хлорофилл <i>a</i>			Хлорофилл <i>b</i>			Каротиноиды		
	T <sub>эмп</sub>	p*	P**	T <sub>эмп</sub>	p	P	T <sub>эмп</sub>	p	P
Сосна									
май	<b>8,98</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0001</b>	<b>8,97</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0001</b>	1,89	0,05	0,11
июнь	0,54	0,05	0,61	0,52	0,05	0,62	<b>12,94</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00001</b>
июль	<b>7,93</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>7,95</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>6,36</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0007</b>
август	<b>8,35</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>8,37</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	1,69	0,05	0,14
Лиственница									
май	0,31	0,05	0,77	0,31	0,05	0,77	<b>13,59</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00001</b>
июнь	<b>4,07</b>	<b>0,01</b>	<b>0,007</b>	<b>4,08</b>	<b>0,01</b>	<b>0,007</b>	<b>7,79</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>
июль	<b>8,01</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>8,01</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>	<b>4,61</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>
август	2,21	0,05	0,069	2,22	0,05	0,069	1,35	0,05	0,23
Ель									
май	<b>3,66</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	<b>3,64</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	1,36	0,05	0,22
июнь	<b>4,75</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	<b>4,76</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	<b>5,65</b>	<b>0,01</b>	<b>0,001</b>
июль	1,25	0,05	0,26	1,25	0,05	0,26	<b>5,37</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>
август	<b>5,21</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	<b>5,21</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	2,36	0,05	0,057
Дуб									
май	<b>-8,85</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0009</b>	<b>-8,85</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0009</b>	<b>8,83</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0009</b>
июнь	<b>-4,72</b>	<b>0,01</b>	<b>0,009</b>	<b>-4,72</b>	<b>0,01</b>	<b>0,009</b>	<b>4,73</b>	<b>0,01</b>	<b>0,009</b>
июль	-1,99	0,05	0,12	-1,99	0,05	0,12	1,99	0,05	0,12
август	<b>-5,25</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>	<b>-5,25</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>	<b>5,26</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>
Липа									
май	1,22	0,05	0,29	<b>-11,02</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0004</b>	<b>3,67</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>
июнь	1,22	0,05	0,29	<b>-9,79</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0006</b>	2,45	0,05	0,07
июль	2,45	0,05	0,07	<b>-3,67</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	-2,45	0,05	0,07
август	2,45	0,05	0,07	<b>-3,67</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	-2,45	0,05	0,07
Береза									
май	<b>-7,91</b>	<b>0,01</b>	<b>0,001</b>	<b>-8,08</b>	<b>0,01</b>	<b>0,001</b>	<b>-10,21</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0005</b>
июнь	2,52	0,05	0,07	2,47	0,05	0,07	2,36	0,05	0,08
июль	<b>4,25</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	<b>4,16</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	<b>4,41</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>
август	<b>-3,96</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	<b>-3,86</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	0,75	0,05	0,49

\*p – уровень значимости;

\*\*P – вероятность справедливости гипотезы.

Таблица 3.3.2. Соотношение пигментов хвои и листьев основных  
лесообразователей в условиях УПЦ.

Соотношение пигментов	Местоположение	Май	Июнь	Июль	Август	Май	Июнь	Июль	Август
		Сосна				Дуб			
Хл <i>a</i> / Хл <i>b</i>	Промзона	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6
	Контроль	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6
$\frac{(\text{Хл } a + \text{Хл } b)}{\text{Кар}}$	Промзона	1,1	6,9	3,9	1,7	3,7	3,4	3,2	2,4
	Контроль	0,5	1,1	0,3	2,1	5,1	4,5	3,8	3,5
		Лиственница				Липа			
Хл <i>a</i> / Хл <i>b</i>	Промзона	1,6	1,6	1,6	1,6	2,7	2,8	3,5	3,3
	Контроль	1,6	1,6	1,6	1,6	1,3	1,3	2,1	2
$\frac{(\text{Хл } a + \text{Хл } b)}{\text{Кар}}$	Промзона	1,6	1,2	1,4	1,4	2,4	3,8	9,0	8,7
	Контроль	3,1	1,0	0,3	1,4	3,7	6,2	5,6	5,4
		Ель				Береза			
Хл <i>a</i> / Хл <i>b</i>	Промзона	1,6	1,6	1,6	1,6	0,6	0,6	0,6	0,6
	Контроль	1,6	1,6	1,6	1,6	0,6	0,6	0,6	0,6
$\frac{(\text{Хл } a + \text{Хл } b)}{\text{Кар}}$	Промзона	1,2	9,0	5,2	1,1	4,4	3,7	3,6	4,3
	Контроль	1,1	0,4	1,8	3,6	3,6	3,8	3,7	4,7

У лиственницы в условиях промышленного загрязнения относительно контроля в течение всего вегетационного периода в отношении содержания хлорофиллов *a* и *b* и суммы всех пигментов не обнаруживается четких тенденций, в разные месяцы они либо увеличиваются, либо уменьшаются; только у каротиноидов с июня по август отмечается уменьшение содержания в условиях загрязнения (рис. 3.3.1, табл. 3.3.1). Показан ряд снижения концентрации пигментов в хвое лиственницы: каротиноиды > хлорофилл *a* > хлорофилл *b*. В вегетационной динамике выявлено значительное уменьшение концентрации хлорофиллов, каротиноидов и суммы пигментов до июля и в загрязненных, и в контрольных условиях, однако в августе отмечается скачек возрастания этих показателей. И в загрязненных, и в контрольных условиях показано постоянство в соотношении «Хл *a* / Хл *b*», в динамике вегетации этот показатель составляет 1,6 (табл. 3.3.2), что свидетельствует об отсутствии существенного влияния нефтехимического загрязнения на стабильность формирования

хлорофиллов в хвое лиственницы. Однако, соотношение «(Хл  $a$  + Хл  $b$ ) / Каротиноиды» более подвержено влиянию стрессовых факторов: в условиях загрязнения данное соотношение значительно увеличивается по сравнению с контролем, что свидетельствует о существенном увеличении доли хлорофиллов на фоне уменьшения доли каротиноидов. В вегетационной динамике соотношение хлорофиллов к каротиноидам претерпевает колебания и в загрязненных, и в контрольных условиях и четких тенденций не проявляет.

В хвое ели в условиях загрязнения до июня выявлен существенный и достоверный рост концентрации хлорофиллов  $a$  и  $b$  и суммарного содержания всех пигментов по сравнению с контролем, однако во второй половине вегетации отмечается противоположная картина – существенное и достоверное уменьшение концентрации хлорофиллов и суммы пигментов. В то же время изменения в содержании каротиноидов в загрязненных условиях относительно контроля не обнаруживают четких тенденций в течение вегетационного периода (рис. 3.3.1, табл. 3.3.1). Показан ряд снижения концентрации пигментов в хвое ели: хлорофилл  $a$  > каротиноиды > хлорофилл  $b$ . В вегетационной динамике выявлено значительное уменьшение концентрации хлорофиллов, каротиноидов и суммы пигментов до июля и в загрязненных, и в контрольных условиях, однако в августе отмечается скачек возрастания этих показателей. И в загрязненных, и в контрольных условиях показано постоянство в соотношении «Хл  $a$  / Хл  $b$ », в динамике вегетации этот показатель составляет 1,6 (табл. 3.3.2), что свидетельствует об отсутствии существенного влияния нефтехимического загрязнения на стабильность формирования хлорофиллов в хвое ели. Однако, соотношение «(Хл  $a$  + Хл  $b$ ) / Каротиноиды» более подвержено влиянию стрессовых факторов: в условиях загрязнения данное соотношение значительно увеличивается по сравнению с контролем, что свидетельствует о существенном увеличении доли хлорофиллов на фоне



уменьшения доли каротиноидов. В вегетационной динамике в зоне сильного загрязнения отмечается уменьшение соотношения хлорофиллов к каротиноидам и рост в контроле.

На протяжении всего вегетационного периода в листьях дуба (рис. 3.3.2, табл. 3.3.1) в условиях загрязнения выявлено несущественное, но достоверное уменьшение концентрации хлорофиллов *a* и *b* и суммарного содержания всех пигментов по сравнению с контролем. В то же время в загрязненных условиях в течение всей вегетации наблюдается несущественное компенсаторное увеличение концентрации каротиноидов относительно контроля. Показан ряд снижения концентрации пигментов в листьях дуба: хлорофилл *a* > хлорофилл *b* > каротиноиды. В вегетационной динамике выявлено значительное уменьшение концентрации хлорофиллов и суммы пигментов и в загрязненных, и в контрольных условиях, однако, в противоположность хлорофиллам, отмечается существенное возрастание концентрации каротиноидов. И в загрязненных, и в контрольных условиях показано постоянство в соотношении «Хл *a* / Хл *b*», в динамике вегетации этот показатель составляет 1,6 (табл. 3.3.2), что свидетельствует об отсутствии существенного влияния нефтехимического загрязнения на стабильность формирования хлорофиллов в листьях дуба. Однако, соотношение «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» более подвержено влиянию стрессовых факторов: в условиях загрязнения данное соотношение значительно уменьшается по сравнению с контролем, что свидетельствует о существенном увеличении доли каротиноидов на фоне уменьшения доли хлорофиллов. В вегетационной динамике отмечается уменьшение соотношения хлорофиллов к каротиноидам, причем в загрязненных условиях менее существенное, чем в контроле.

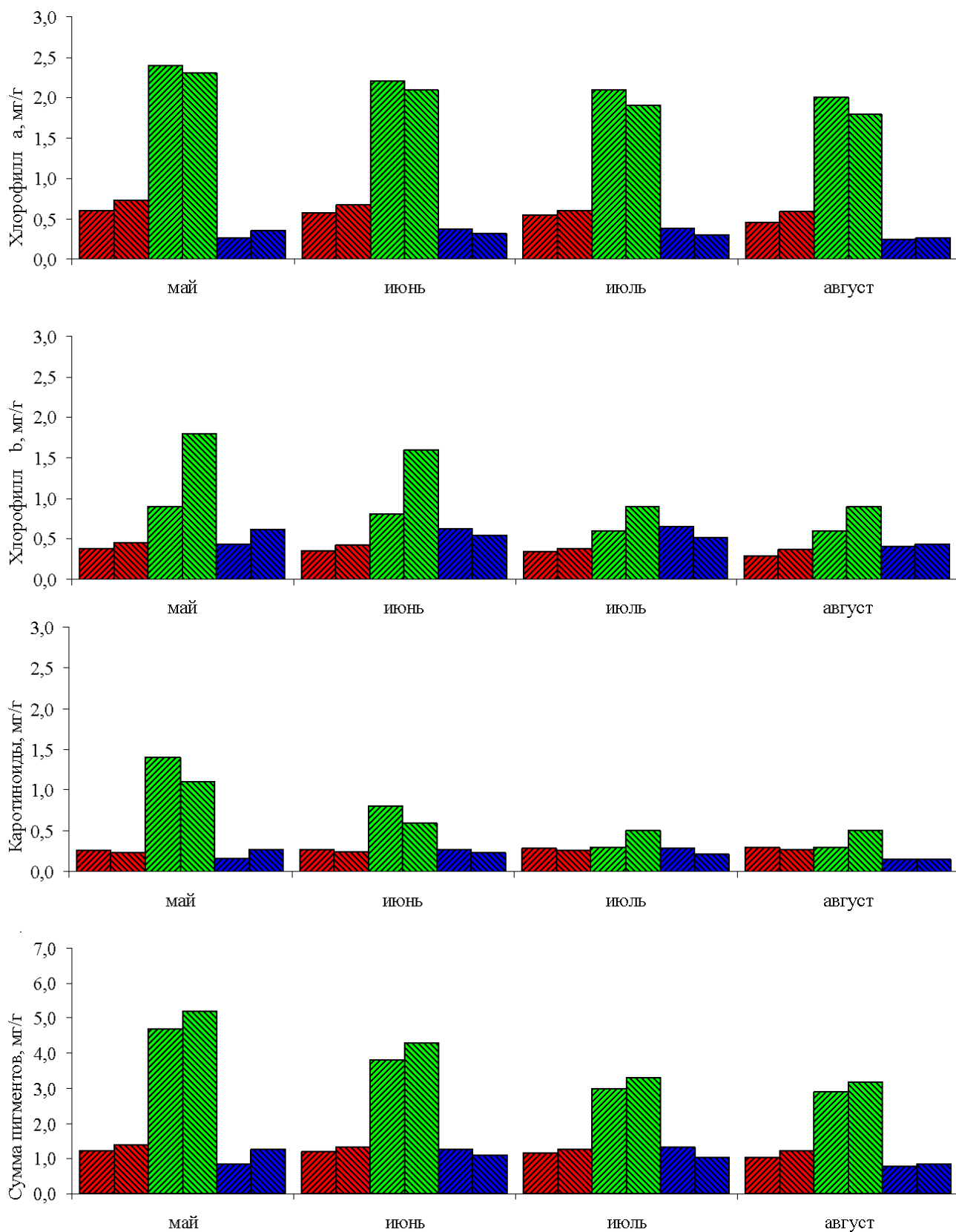


Рисунок 3.3.2. Содержание пигментов в листьях дуба черешчатого, липы мелколистной, березы повислой в условиях УПЦ. Условные обозначения:

- |  |                  |  |                   |  |                     |
|--|------------------|--|-------------------|--|---------------------|
|  | – дуб, промзона; |  | – липа, промзона; |  | – береза, промзона; |
|  | – дуб, контроль; |  | – липа, контроль; |  | – береза, контроль. |

Пигментный комплекс листьев липы более чувствителен к нефтехимическому загрязнению в сравнении с дубом, а количественное содержание пигментов превышает в несколько раз (рис. 3.3.2, табл. 3.3.1). Однако адаптивные реакции существенно отличаются: на протяжении всего вегетационного периода в условиях загрязнения выявлен существенный, но недостоверный рост концентрации хлорофилла *a* и существенное достоверное снижение концентрации хлорофилла *b* и суммарного содержания всех пигментов по сравнению с контролем. Изменения в концентрации хлорофилла *b* в 3 и более раза превышают изменения в концентрации хлорофилла *a*. В то же время в загрязненных условиях в первой половине вегетации наблюдается существенное и достоверное компенсаторное увеличение концентрации каротиноидов относительно контроля, а во второй половине вегетации – значительное уменьшение. Показан ряд снижения концентрации пигментов в листьях липы: хлорофилл *a* > хлорофилл *b* > каротиноиды. В вегетационной динамике выявлено значительное уменьшение концентрации хлорофиллов, каротиноидов и суммы пигментов и в загрязненных, и в контрольных условиях. Выявлено (табл. 3.3.2), что в загрязненных условиях отношение «Хл *a* / Хл *b*» существенно возрастает по сравнению с контролем, что свидетельствует об увеличении доли хлорофилла *a* в сумме хлорофиллов. В вегетационной динамике данное соотношение значительно увеличивается как в загрязненных, так и в контрольных условиях, что указывает на рост доли хлорофилла *a* в сумме хлорофиллов по мере старения листьев. Соотношение «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» более подвержено влиянию стрессовых факторов: в условиях загрязнения данное соотношение значительно уменьшается по сравнению с контролем до середины вегетации, что свидетельствует о существенном увеличении доли каротиноидов на фоне уменьшения доли хлорофиллов, однако во второй половине вегетации наблюдается значительное увеличение соотношения и доля хлорофиллов увеличивается на фоне уменьшения доли каротиноидов. В вегетационной динамике отмечается увеличение соотношения хлорофиллов к каротиноидам, причем в загрязненных условиях более существенное, чем в контроле. Таким

образом, листья липы характеризуются отсутствием стабильности пигментного состава как в отношении хлорофиллов, так и в отношении каротиноидов.

Для пигментного комплекса листьев березы в условиях загрязнения характерно несущественное, но достоверное снижение концентрации хлорофиллов  $a$  и  $b$ , каротиноидов и суммарного содержания всех пигментов по сравнению с контролем в начале вегетационного периода, увеличение в середине вегетационного периода, и незначительное уменьшение в конце вегетационного периода (рис. 3.3.2, табл. 3.3.1). Показан ряд снижения концентрации пигментов в листьях березы: хлорофилл  $b >$  хлорофилл  $a >$  каротиноиды. В вегетационной динамике выявлено значительное уменьшение концентрации хлорофиллов, каротиноидов и суммы пигментов и в загрязненных, и в контрольных условиях. И в загрязненных, и в контрольных условиях показано постоянство в соотношении «Хл  $a$  / Хл  $b$ », в динамике вегетации этот показатель составляет 0,6 (табл. 3.3.2), что свидетельствует об отсутствии существенного влияния нефтехимического загрязнения на стабильность формирования хлорофиллов в листьях березы. Соотношение «(Хл  $a$  + Хл  $b$ ) / Каротиноиды» более подвержено влиянию стрессовых факторов: в условиях загрязнения данное соотношение значительно увеличивается по сравнению с контролем в начале вегетации, что свидетельствует о существенном увеличении доли хлорофиллов на фоне уменьшения доли каротиноидов, однако во второй половине вегетации наблюдается незначительное уменьшение соотношения и доля каротиноидов увеличивается на фоне уменьшения доли хлорофиллов. В вегетационной динамике в зоне сильного загрязнения отмечается уменьшение соотношения хлорофиллов к каротиноидам и рост в контроле.

Адаптивные реакции пигментного комплекса изученных древесных видов представлена в таблице 3.3.3. Как видим, адаптивные реакции в условиях углеводородного загрязнения в пределах одного вида многообразны, и в некоторых случаях нет возможности выявить единую четкую тенденцию в течение вегетации. К таким видам, у которых хлорофиллы и каротиноиды не проявляют в вегетационной динамике единой адаптивной реакции, относятся сосна, лиственница, ель и береза.

Таблица 3.3.3. Адаптивные реакции пигментного комплекса хвои и листьев древесных видов на углеводородное загрязнение в условиях УПЦ (реакции пигментов и соотношений «Хл *a* / Хл *b*»: ↓↓ – стрессовая, ↓ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↑ – умеренно-толерантная, ↑↑ – толерантная; реакции соотношений «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды»: ↑↑ – стрессовая, ↑ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↓ – умеренно-толерантная, ↓↓ – толерантная).

Древесный вид	месяц	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Каротиноиды	Σ пигментов	Хл <i>a</i> / Хл <i>b</i>	(Хл <i>a</i> + Хл <i>b</i> ) / Каротиноиды
Сосна	май	↑↑	↑	↓	↑	(–)	↑
	июнь	(–)	(–)	↓↓	↓↓	(–)	↑↑
	июль	↑	↑	↓	(–)	(–)	↑↑
	август	↓↓	↓↓	↓	↓↓	(–)	↓
	Σ	<b>нт</b>	<b>нт</b>	↓	<b>нт</b>	(–)	↑↑
Лиственница	май	(–)	(–)	↑↑	↑↑	(–)	↓↓
	июнь	↓↓	↓	↓↓	↓↓	(–)	↑
	июль	↑↑	↑↑	↓↓	↑	(–)	↑
	август	↓	↓	↓	↓	(–)	(–)
	Σ	<b>нт</b>	<b>нт</b>	↓↓	<b>нт</b>	(–)	↑
Ель	май	↑	↑	↑	↑	(–)	(–)
	июнь	↑↑	↑↑	↓↓	↑	(–)	↑↑
	июль	(–)	(–)	↓	↓	(–)	↑↑
	август	↓↓	↓	↑	↓	(–)	↓↓
	Σ	<b>нт</b>	<b>нт</b>	<b>нт</b>	<b>нт</b>	(–)	↑↑
Дуб	май	↓	↓	(–)	(–)	(–)	↓↓
	июнь	↓	↓	(–)	(–)	(–)	↓
	июль	(–)	(–)	(–)	(–)	(–)	↓
	август	↓	↓	(–)	↓	(–)	↓
	Σ	↓	↓	(–)	(–)	(–)	↓
Липа	май	↑	↓↓	↑↑	↓	↑	↓
	июнь	↑	↓↓	↑	↓	↑	↓
	июль	↑↑	↓	↓	↓	↑	↑↑
	август	↑↑	↓	↓	↓	↑	↑↑
	Σ	↑↑	↓	↓	↓	↑	↑↑
Береза	май	↓	↓	↓	↓	(–)	↑
	июнь	(–)	↑	(–)	(–)	(–)	(–)
	июль	↑	↑	(–)	↑	(–)	(–)
	август	(–)	(–)	(–)	(–)	(–)	↓
	Σ	<b>нт</b>	<b>нт</b>	(–)	<b>нт</b>	(–)	(–)

↑↑ – значительное и достоверное увеличение пигментов и их соотношений;

↑ – незначительное и недостоверное увеличение пигментов и их соотношений;

(–) – изменения пигментов и их соотношений отсутствуют;

↓ – незначительное и недостоверное уменьшение пигментов и их соотношений;

↓↓ – значительное и достоверное уменьшение пигментов и их соотношений;

(нт) – нет единой четкой тенденции.

С некоторой долей условности у дуба и липы можно выделить следующие адаптивные реакции на воздействие углеводородного загрязнения:

- Хл *a*: «умеренно-стрессовые» (дуб) – «толерантные» (липа);
- Хл *b*: «умеренно-стрессовые» (дуб, липа);
- Каротиноиды: «умеренно-стрессовые» (липа) – «нейтральные» (дуб);

Однако соотношения пигментов довольно стабильны, особенно «Хл *a* / Хл *b*», и позволяют определить общие тенденции в течение вегетации. Таким образом, выявлены следующие адаптивные реакции:

- «Хл *a* / Хл *b*»: «нейтральные» (сосна, лиственница, ель, дуб, береза) – «умеренно-толерантные» (липа);
- «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды»: «стрессовые» (сосна, ель, липа) – «умеренно-стрессовые» (лиственница) – «нейтральные» (береза) – «умеренно-толерантные» (дуб).

Анализ современной литературы показывает, что в условиях промышленного загрязнения в зависимости от региона исследований, вида загрязнения (загрязняющего предприятия), и вида древесного растения может наблюдаться либо рост/уменьшение содержания всех пигментов, либо увеличение содержания одних на фоне уменьшения других пигментов, либо вообще не наблюдаться статистически достоверных изменений. Нефтехимическое загрязнение в районе газового завода Оторогун и нефтеразведочной станции Эрхойке-Кокори (штата Дельта, Нигерия), а также в промышленном районе города Махшахр на юге Ирана, показало однозначное значительное увеличение в листьях деревьев концентрации хлорофиллов *a*, *b*, общего хлорофилла и каротиноидов по сравнению с деревьями в незагрязненных областях (Agbaire, Esiefarienrhe, 2009; Agbaire, 2009; Seyyednejad et al., 2009). В наших исследованиях оценка реакции пигментов в ответ на углеводородное загрязнение не выявила ни одной общей закономерности, все исследуемые древесные виды характеризуются своей собственной видоспецифической реакцией. Так, реакция хлорофиллов *a* и *b* у сосны и лиственницы не позволяет выявить четких тенденций, в то же время наблюдается уменьшение содержания каротиноидов. У

ели в зависимости от периода вегетации наблюдаются либо увеличение содержания хлорофиллов *a* и *b* (в начале) либо уменьшение (в конце), а реакция каротиноидов не выявляет четких тенденций. Для листьев дуба показано уменьшение концентрации хлорофиллов, но содержание каротиноидов не изменяется. У липы концентрация хлорофилла *a* значительно повышается, но содержание хлорофилла *b* и каротиноидов снижается. Реакция пигментного комплекса листьев березы зависит от вегетационного периода: для всех пигментов показано уменьшение в начале вегетации и увеличение в середине вегетации.

Количественное содержание пигментов в хвое лиственницы значительно превышает таковое у сосны и ели, также и количественное содержание пигментов в листьях липы превышает таковое у дуба и березы, что свидетельствует о большей фотосинтетической активности этих древесных видов. У «сосны и ели», так же как и у «дуба и березы», количественное содержание пигментов приблизительно одинаковое. Содержание каротиноидов у всех хвойных видов выше, чем отдельно содержание хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, но у лиственницы это соотношение проявляется всегда, у сосны только в первой половине вегетации, а у ели в 50% случаев на протяжении всей вегетации и бессистемно. В целом для хвойных видов характерен следующий ряд снижения концентрации пигментов: каротиноиды > хлорофилл *a* > хлорофилл *b*. У всех лиственных древесных видов концентрация каротиноидов всегда ниже, чем хлорофиллов, при этом у дуба и липы содержание хлорофилла *a* в целом больше, чем хлорофилла *b*, а у березы наоборот. Для лиственных видов характерен следующий ряд снижения концентрации пигментов: хлорофилл *a* > хлорофилл *b* > каротиноиды.

В нормальных условиях в течение вегетации фотосинтетическая активность растений повышается, а к концу вегетации понижается, что обусловлено естественным старением листьев и, соответственно, разрушением пигментов. В наших исследованиях углеводородное загрязнение приносит видоспецифические изменения. В динамике вегетационного периода у всех трех хвойных видов и в загрязненных, и в контрольных условиях отмечается значительное уменьшение

концентрации хлорофиллов  $a$ ,  $b$ , каротиноидов и суммарного содержания всех пигментов до июля и резкое возрастание их содержания в августе. «Двухфазная» реакция организма в ответ на увеличение стрессирующего фактора описана во многих источниках (например, для растительных организмов – Ерофеева и др., 2009). Предполагается, что: «По-видимому, когда нарушения состояния гомеостаза ... достигают некоторого критического порога, вследствие ограниченности адаптивных возможностей в данном режиме функционирования, и возникает угроза развития необратимых повреждений системы, происходит вовлечение в процесс адаптации дополнительных энергетических и пластических ресурсов и переход в новый стационарный режим функционирования». В нашем случае у хвойных видов проявляется не только «двухфазность» сезонных изменений содержания всех пигментов, но и видоспецифическая «многофазность» адаптивных реакций отдельных пигментов в условиях загрязнения относительно контроля в разные месяцы вегетационного периода. У всех лиственных древесных видов в вегетационной динамике наблюдается снижение концентрации хлорофиллов  $a$  и  $b$ , однако снижение концентрации каротиноидов выявлено только у липы и березы, у дуба, напротив, показано существенное увеличение концентрации каротиноидов в течение вегетации. Сходное явление описано у эфиромасличных, лекарственных и пряноароматических растений, где выявлена высокая корреляционная связь между суммарным содержанием антиоксидантов с одной стороны и содержанием каротиноидов ( $r=0,80$ ) и дубильных веществ ( $r=0,77$ ) с другой стороны, наибольшее количество которых находится в листьях (Мяделец и др., 2014).

Исследования на территории Иркутско-Черемховского промышленного центра, Сыктывкарского лесопромышленного комплекса, промышленного центра города Варанаси в Индии, показали отсутствие стабильности в соотношениях «Хл  $a$  / Хл  $b$ » и «(Хл  $a$  + Хл  $b$ ) / Каротиноиды» по сравнению с фоновыми значениями (Тужилкина, 2009; Тужилкина, Плюснина, 2014; Mikhailova et al., 2017; Mukherjee, Agrawal, 2018). В наших исследованиях показана стабильность хлорофиллов в соотношении «Хл  $a$  / Хл  $b$ » для всех хвойных древесных видов, а также для дуба и



березы как в условиях нефтехимического загрязнения, так и в контроле. Разница обнаруживается только в количественном соотношении: у березы доля хлорофилла *b* превалирует над долей хлорофилла *a*, а у остальных древесных видов наоборот. У липы стабильность в соотношении хлорофиллов отсутствует: в условиях загрязнения доля хлорофилла *a* в составе фотосинтезирующих пигментов возрастает в сравнении с контролем. В динамике вегетации этот показатель у липы так же значительно возрастает как в условиях загрязнения, так и в контроле. Тем не менее, количественно этот показатель у липы значительно превосходит все остальные исследованные нами древесные виды. Повышенное соотношение хлорофилла *a/b* характерно для устойчивых видов растений, что является признаком более высокой потенциальной фотохимической активности листьев и скорости фотосинтеза (Rostunov et al., 2017). Таким образом, из рассмотренных видов хлорофильный комплекс липы следует считать наиболее устойчивым, а березы – наименее устойчивым.

Соотношение «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» является более информативным: у всех хвойных древесных видов данное соотношение в условиях загрязнения значительно увеличивается по сравнению с контролем, что свидетельствует о существенном увеличении доли хлорофиллов на фоне уменьшения доли каротиноидов. Однако у всех лиственных древесных видов наблюдается противоположная реакция: доля каротиноидов в условиях загрязнения существенно возрастает на фоне уменьшения долей хлорофиллов. При этом у липы данная реакция проявляется только в первой половине вегетационного периода, а во второй половине вегетации наблюдается перестройка соотношения сторону увеличения доли хлорофиллов. Таким образом, отсутствие компенсаторного роста доли каротиноидов на фоне понижения доли хлорофиллов у хвойных видов и у липы в ответ на загрязнение следует считать проявлением большего адаптивного потенциала их пигментного комплекса по сравнению с дубом и березой. Среди хвойных пород наибольших значений соотношение «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» достигает у ели, наименьшее у лиственницы, а среди лиственных пород – наибольших у липы, наименьшее у березы. В вегетационной динамике, несмотря

на колебания, данное соотношение у сосны и ели уменьшается в зоне сильного загрязнения и росте в контроле, у липы растет в условиях загрязнения и уменьшается в контроле, у дуба уменьшается в обеих зонах, а у лиственницы и березы четких тенденций не проявляется.

Показана поливариантность адаптивных реакций пигментного комплекса хвои и листьев изученных древесных видов на углеводородное загрязнение. За исключением дуба и липы у всех древесных видов проявляются разнонаправленные адаптивные реакции пигментов, не позволяющие выделить единых четких тенденций. С некоторой долей условности можно отнести сосну и липу к видам со «стрессовой» адаптивной реакцией пигментного комплекса, лиственницу – к видам с «умеренно-стрессовой» адаптивной реакцией, дуб и березу – к видам с «нейтральной» адаптивной реакцией, ель – к видам с «умеренно-толерантной» адаптивной реакцией.

Таким образом, при углеводородном загрязнении как среди хвойных лесообразователей, так и среди лиственных не проявляется общих адаптивных закономерностей, можно наблюдать лишь сходные тенденции в реакции отдельных исследованных параметров пигментного комплекса. Однако, при сравнении хвойных древесных с лиственными, можно выделить в отдельную группу лиственницу и липу, как виды со значительной фотосинтетической активностью и повышенной чувствительностью пигментного комплекса к промышленному загрязнению. Остальные породы характеризуются приблизительно одинаковым содержанием пигментов фотосинтеза и стабильным их соотношением в условиях загрязнения.

### **Выводы**

1. Оценка адаптивных реакций пигментного комплекса на углеводородное загрязнение не выявила общих закономерностей, все лесообразователи характеризуются индивидуальной видоспецифической реакцией. Однако у закончивших свое формирование в конце вегетационного периода хвои и листьев выявлены следующие адаптивные реакции пигментного комплекса: увеличение содержания всех пигментов – береза; уменьшение содержания всех пигментов –

лиственница; увеличение содержания хлорофиллов и уменьшение содержания каротиноидов – сосна, липа; уменьшение содержания хлорофиллов и увеличение содержания каротиноидов – ель, дуб.

2. Лиственница и липа характеризуются большей фотосинтетической активностью по сравнению с другими древесными видами за счет существенного превышения количественного содержания всех пигментов. В целом для хвойных видов характерен следующий ряд снижения концентрации пигментов: каротиноиды > хлорофилл *a* > хлорофилл *b*; а для лиственных видов: хлорофилл *a* > хлорофилл *b* > каротиноиды.

3. У всех хвойных видов наблюдается снижение концентрации всех пигментов до середины вегетации и существенное увеличение концентрации к концу вегетации. У лиственных видов в вегетационной динамике наблюдается снижение концентрации хлорофиллов *a* и *b*, однако снижение концентрации каротиноидов наблюдается только у липы и березы, а для дуба характерно существенное увеличение концентрации каротиноидов к концу вегетации.

4. Как в условиях нефтехимического загрязнения, так и в контроле, показана стабильность хлорофиллов в соотношении «Хл *a* / Хл *b*» для всех хвойных древесных видов, а также для дуба и березы. У липы стабильность в соотношении хлорофиллов отсутствует: в условиях загрязнения доля хлорофилла *a* в составе фотосинтезирующих пигментов возрастает в сравнении с контролем.

5. Соотношение «(Хл *a* + Хл *b*) / Каротиноиды» показало следующие закономерности: в условиях загрязнения относительно контроля у всех хвойных древесных видов существенно увеличивается доля хлорофиллов на фоне уменьшения доли каротиноидов, однако у всех лиственных древесных видов наблюдается противоположная реакция – доля каротиноидов в условиях загрязнения существенно возрастает на фоне уменьшения долей хлорофиллов. В вегетационной динамике данное соотношение у сосны и ели уменьшается в зоне сильного загрязнения и росте в контроле, у липы растет в условиях загрязнения и уменьшается в контроле, у дуба уменьшается в обеих зонах, а у лиственницы и березы четких тенденций не проявляется.

6. Для каждого вида показана относительная независимость адаптивных реакций различных параметров пигментного комплекса, проявляющаяся в течение всей вегетации. В целом сосна и липа отнесены к видам со «стрессовой» адаптивной реакцией пигментного комплекса, лиственница – к видам с «умеренно-стрессовой» адаптивной реакцией, дуб и береза – к видам с «нейтральной» адаптивной реакцией, ель – к видам с «умеренно-толерантной» адаптивной реакцией.

7. Несмотря на значительную фотосинтетическую активность лиственницы и липы, превышающую таковую у «сосны и ели» и «дуба и березы», их пигментный комплекс более чувствителен к промышленному загрязнению.

8. Феномен видоспецифичности адаптаций пигментного комплекса древесных видов к промышленному загрязнению с углеводородной составляющей проявляется как для лиственных, так и для хвойных видов древесных растений. Полученные результаты согласуются с тезисами об экологической видоспецифичности и популяционной неоднородности видов, что необходимо учитывать при оценке состояния древостоев и прогнозировании их устойчивости и продуктивности в условиях промышленного загрязнения.

### **3.4. Аккумуляция тяжелых металлов в хвое/листьях и в почве**

Интерес к изучению аккумуляции металлов в условиях нефтехимического загрязнения определяется длительным производством и использованием в районе исследования этилированного бензина, процесс отказа от использования которого в России начался с конца 1970-х годов и завершился в 2000-е годы. Значительный вклад в загрязнение металлами вносят производство и использование мазута и дизельного топлива, а также функционирование в районе исследования трех ТЭЦ, которые, как известно, являются серьезными источниками загрязнения воздушной среды и почв тяжелыми металлами. Производство лакокрасочных материалов и пластика также способствует загрязнению территорий металлами. Данные положения определяют актуальность проведенных исследований для условий УПЦ.

В почвах района исследование содержание  $\text{Cu}$  (рис. 3.4.1) не превышает фототоксичные концентрации (для почв ПДК более 55 мг/кг валового содержания).

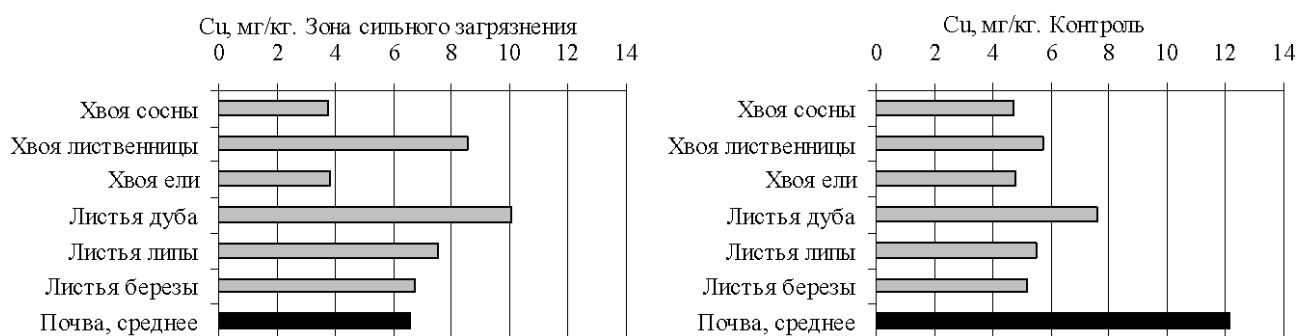


Рисунок 3.4.1. Содержание Cu (мг/кг) в хвое и листьях лесобразователей УПЦ и среднее содержание в метровом слое почвы.

Отмечено значительное уменьшение (в 2,7 раз) средней концентрации Cu в загрязненных условиях относительно контроля (6,56 мг/кг и 12,15 мг/кг соответственно). В хвое и листьях древесных растений накопление Cu не превышает 10,04 мг/кг, что находится далеко от области избыточных концентраций (для растительных организмов более 30 мг/кг). Сравнительная оценка аккумуляции Cu между древесными видами позволяет выделить три группы: с повышенным (лиственница и дуб), со средним (липа и береза), и с пониженным (сосна и ель) уровнем аккумуляции. В условиях загрязнения относительно контроля наблюдается незначительное уменьшение содержания Cu у сосны и ели и значительное увеличение содержания у лиственницы и всех лиственных пород. В контроле у всех исследуемых видов накопление Cu значительно меньше, чем его среднее содержание в почве. В условиях загрязнения сосна и ель накапливают Cu значительно меньше, чем его среднее содержание в почве, липа и береза – приблизительно равное количество, а лиственница и дуб – выше среднего содержания в почве. Следует отметить различия в накоплении Cu хвоей и листьями в условиях загрязнения и контроля относительно его содержания в почве, причем несмотря на то, что эти колебания нельзя назвать существенными, по отношению к накоплению этого металла исследуемые древесные виды распределились следующим образом: в условиях загрязнения сосна и ель отнесены к «исключателям» (концентрация металла в хвое и листьях ниже, чем концентрация в почве), липа и береза – к «индикаторам» (концентрация металла в хвое и листьях соответствует концентрации в почве), лиственница и дуб – к «аккумуляторам» (концентрация

металла в хвое и листьях превышает концентрацию в почве); в контроле все исследуемые виды отнесены к «исключателям».

Содержание Fe в почве в районе исследований (рис. 3.4.2) значительно превышает нормы, особенно в условиях контроля – до 45860 мг/кг (ПДК валового содержания для почв более 1000 мг/кг). В условиях загрязнения происходит значительное уменьшение (в 2 раза) средней концентрации Fe относительно контроля (12842 мг/кг и 26516 мг/кг соответственно). У всех изученных древесных растений накопление Fe в хвое и листьях меньше области избыточных концентраций (для растительных организмов более 750 мг/кг), однако у трех видов его накопление находится на пороге избыточных концентраций: ель (до 745,9 мг/кг), липа (до 733,6 мг/кг) и дуб (до 681,6 мг/кг). В условиях промышленного загрязнения только у ели наблюдается значительное снижение концентрации Fe в хвое, у остальных видов отмечено его увеличение: значительное у лиственницы, дуба и липы, и незначительное у сосны с березой. Оценка накопления этого металла хвоей и листьями относительно его содержания в почве показывает, что все исследуемые виды в условиях загрязнения и контроле рассматриваются как «исключатели» Fe.

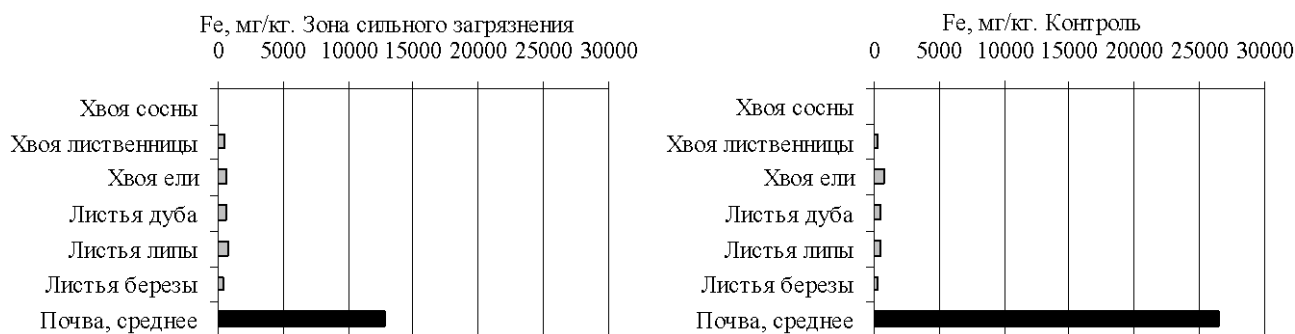


Рисунок 3.4.2. Содержание Fe (мг/кг) в хвое и листьях лесобразователей УПЦ и среднее содержание в метровом слое почвы.

Содержание Cd в почве в районе исследований (рис. 3.4.3) не превышает 0,48 мг/кг, что далеко от фототоксичных концентраций (для почв ПДК более 1,5 мг/кг валового содержания). В условиях загрязнения в почве выявлено незначительное увеличение средней концентрации Cd относительно контроля (0,25 мг/кг и 0,12 мг/кг соответственно). Все изученные лесобразователи накапливают в хвое и листьях Cd в значительных концентрациях, иногда в 2 и

более раза превышающих область избыточных концентраций (для растительных организмов более 1,0 мг/кг). За исключением сосны у всех древесных видов в условиях загрязнения отмечено снижение концентрации Cd в хвое и листьях относительно контроля, значительное у ели и менее значительное у остальных пород. Все изученные древесные виды в условиях загрязнения и в контроле являются «аккумуляторами» Cd – концентрация металла в хвое и листьях превышает концентрацию в почве.

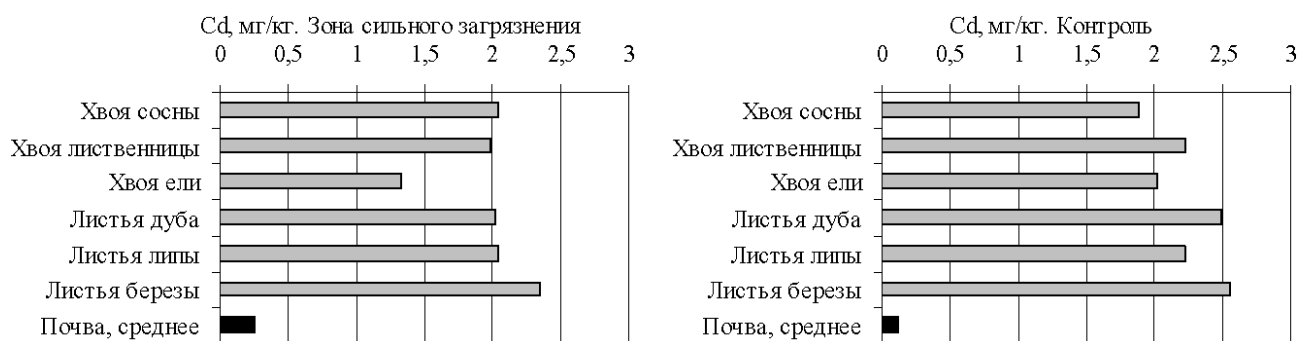


Рисунок 3.4.3. Содержание Cd (мг/кг) в хвое и листьях лесобразователей УПЦ и среднее содержание в метровом слое почвы.

В почвах района исследований содержание Zn (рис. 3.4.4) не достигает фототоксичных концентраций (для почв ПДК более 100 мг/кг валового содержания). В условиях загрязнения наблюдается значительное уменьшение средней концентрации Zn (в 2,5 раза) по сравнению с контролем (27,17 мг/кг и 47,01 мг/кг соответственно). Высокий уровень накопления Cd в хвое и листьях подавляет поступление в них Zn. За исключением березы у всех изученных древесных видов содержание Zn в хвое и листьях находится близко к границе дефицита (от 56,0 до 112,5 мг/кг, в то время как норма содержания для растительных организмов 10-300 мг/кг, а область избыточных концентраций более 400 мг/кг). У всех лесобразователей отмечается тенденция увеличения содержания Zn в условиях загрязнения относительно контроля, значительное у березы и ели, и менее значительное у остальных видов. В условиях загрязнения концентрация Zn в хвое и листьях всех древесных видов превышает его среднее содержание в почве (особенно для ели и березы, у которых превышение в 4 и 7 раз больше соответственно). В контроле только у березы отмечено превышение содержания Zn в листьях относительно почвы, у остальных древесных видов

содержание этого металла в листьях и почве фактически равнозначно. Таким образом, в условиях загрязнения все древесные виды относятся к «аккумуляторам» Zn, в контроле только береза относится к «аккумуляторам» Zn, а остальные древесные виды – к «индикаторам».

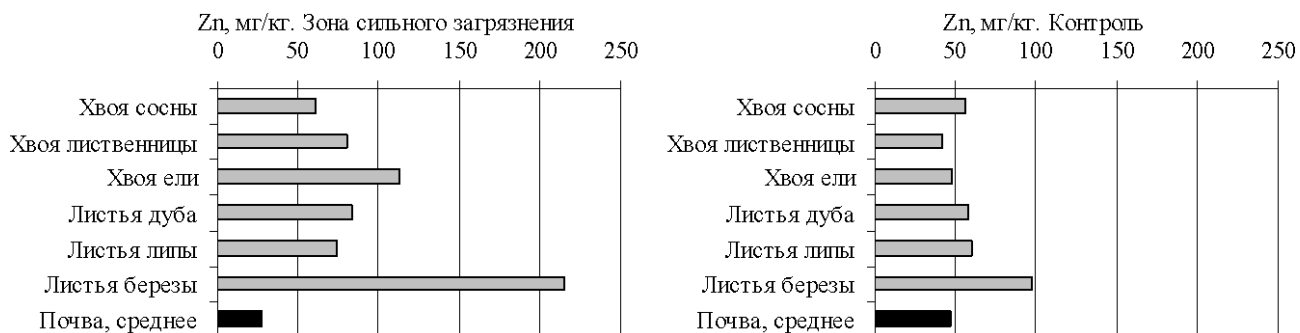


Рисунок 3.4.4. Содержание Zn (мг/кг) в хвое и листьях лесобразователей УПЦ и среднее содержание в метровом слое почвы.

В почвах района исследований содержание Pb (рис. 3.4.5) не достигает фототоксичных концентраций (для почв ПДК более 32 мг/ валового содержания кг). По сравнению с контролем в условиях загрязнения наблюдается увеличение средней концентрации Pb в почве в 2 раза (13,28 мг/кг и 6,45 мг/кг соответственно). В хвое и листьях всех лесобразователей содержание Pb не достигает избыточных концентраций (область избыточных концентраций для растительных организмов более 10 мг/кг). В условиях загрязнения прослеживается четкая тенденция значительного увеличения содержания Pb в хвое и листьях всех лесобразователей относительно контроля, особенно в хвое ели и лиственницы и в листьях дуба и липы. И в загрязненных, и в контрольных условиях концентрация этого металла в хвое и листьях ниже, чем концентрация в почве, что позволяет отнести все исследуемые виды к «исключателям» Pb.

Таким образом показано, что кроме Fe содержание остальных ТМ в почвах находится в концентрациях, не достигающих фитотоксичности. Для Cd и Pb выявлено значительное увеличение их концентрации в условиях загрязнения относительно контроля, что может быть вызвано их длительным накоплением при производстве и использовании этилированного бензина, дизельного топлива и мазута, а также наличием в условиях сильного загрязнения в непосредственной близости с древостоями предприятия



теплоэлектроцентрали. Таким образом, данные эффекты свидетельствуют о техногенном привнесении рассматриваемых ТМ.

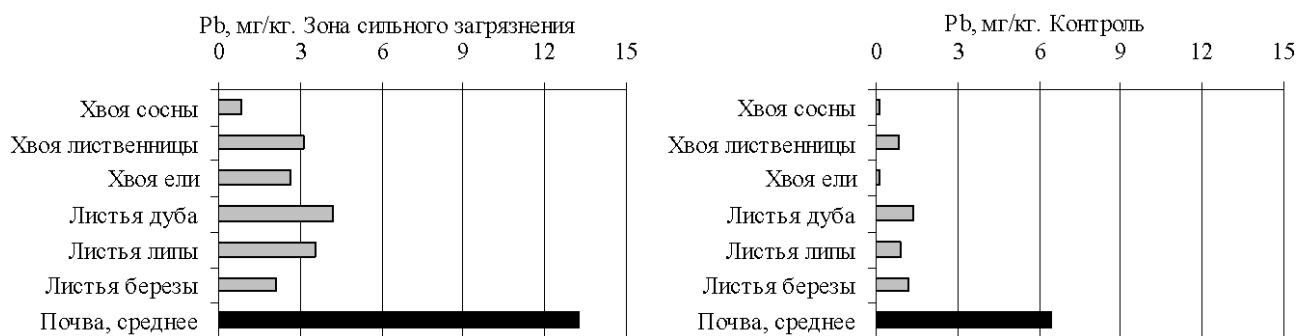


Рисунок 3.4.5. Содержание Pb (мг/кг) в хвое и листьях лесобразователей УПЦ и среднее содержание в метровом слое почвы.

В целом в районе исследования лиственные породы накапливают изученные ТМ гораздо больше, чем хвойные породы, что позволяет рекомендовать их для озеленения вокруг промышленных центров с высоким уровнем загрязнения ТМ. Из изученных ТМ только Cd накапливается в хвое и листьях лесобразователей в высоких концентрациях, иногда в 2 и более раза превышающих область избыточных концентраций, что подавляет поступление Zn, который находится на границе дефицита. Содержание остальных ТМ не превышает область избыточных концентраций.

Сравнительная оценка содержания ТМ в хвое и листьях в условиях загрязнения относительно контроля позволяет выделить ряд видоспецифических реакций (табл. 3.4.1):

Несмотря на значительное снижение содержания Cu и Zn в почве в условиях загрязнения относительно контроля, их концентрация в хвое и листьях возрастает, что вероятно связано с их привлечением древесными видами как элементов, необходимых для повышения устойчивости против болезней и неблагоприятных условий среды. Исключение составляют только сосна и ель, у которых Cu в хвое снижается в условиях загрязнения, однако данное снижения является совершенно незначительным.

Несмотря на чрезвычайно высокие концентрации Fe в почве у всех древесных видов высокая барьерная функция по отношению к этому металлу – его содержание в хвое и листьях не достигает области избыточных концентраций,

только у ели, липы и дуба приближается к порогу токсических концентраций. В условиях загрязнения относительно контроля значительно снижается концентрация Fe в почве, однако за исключением ели у всех древесных видов содержание металла в хвое и листьях увеличивается, что является результатом проявления адаптивного потенциала по отношению к этому металлу.

Таблица 3.4.1. Адаптивные реакции лесообразователей УПЦ на изменение содержания ТМ в хвое и листьях в условиях загрязнения относительно контроля, и в хвое и листьях относительно почвы (↓↓ – стрессовая, ↓ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↑ – умеренно-толерантная, ↑↑ – толерантная).

Древесные виды	Изменение содержания в условиях загрязнения относительно контроля					В промзоне: аккумуляция в хвое и листьях относительно почвы					В контроле: аккумуляция в хвое и листьях относительно почвы				
	Cu	Fe	Cd	Zn	Pb	Cu	Fe	Cd	Zn	Pb	Cu	Fe	Cd	Zn	Pb
Сосна	↓	↑	↑	↑	↑	↓	↓↓	↑↑	↑	↓↓	↓↓	↓↓	↑↑	(–)	↓↓
Лиственница	↑↑	↑↑	↓	↑	↑↑	↑	↓↓	↑↑	↑	↓↓	↓↓	↓↓	↑↑	(–)	↓↓
Ель	↓	↓↓	↓↓	↑↑	↑↑	↓	↓↓	↑↑	↑	↓↓	↓↓	↓↓	↑↑	(–)	↓↓
Дуб	↑↑	↑↑	↓↓	↑	↑↑	↑↑	↓↓	↑↑	↑	↓↓	↓↓	↓↓	↑↑	(–)	↓↓
Липа	↑↑	↑↑	↓	↑	↑↑	(–)	↓↓	↑↑	↑	↓↓	↓↓	↓↓	↑↑	(–)	↓↓
Береза	↑↑	↑	↓	↑↑	↑	(–)	↓↓	↑↑	↑↑	↓↓	↓↓	↓↓	↑↑	↑	↓↓
Почва средн.	↓↓	↓↓	↑	↓↓	↑↑										

↑↑ – значительное и достоверное увеличение;

↑ – незначительное и недостоверное увеличение;

(–) – изменения отсутствуют.

↓ – незначительное и недостоверное уменьшение.

↓↓ – значительное и достоверное уменьшение;

За исключением сосны у всех древесных видов выявлена хорошая барьерная функция по отношению к Cd: несмотря на увеличение концентрации этого металла в почве в условиях загрязнения, его содержание в хвое и листьях снижается. Незначительное увеличение этого металла в хвое сосны также свидетельствует в пользу реализации адаптивного потенциала: несмотря на фитотоксичность Cd для сосны нет необходимости подавлять его поступление и затрачивать ресурсы на увеличение барьерной функции.

Барьерная функция по отношению к Pb понижена у всех изученных древесных видов: значительное увеличение концентрации этого металла в

почве в условиях загрязнения сопровождается таким же значительным повышением его содержания в хвое и листьях. С одной стороны, это может говорить о реализации адаптивного потенциала растений по отношению к этому металлу, с другой стороны – о многолетнем накоплении Pb в системе «почва-растение» за счет его малой подвижности и затрудненного естественного удаления из экосистем. По мнению многих авторов – чем больше концентрация Pb в почве, тем интенсивнее его поглощение, корни растений способны поглощать его в большом количестве, а переносимый по воздуху Pb также легко поглощается растениями через листья (Никифорова, 1975; Baker, Chesin, 1975; Гармаш, 1982; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

Выявлены следующие адаптивные реакции в отношении изменения содержания ТМ в хвое и листьях в условиях загрязнения относительно контроля:

– по отношению к Cu: «умеренно-стрессовая» (сосна, ель) – «толерантная» (лиственница, дуб, липа, береза);

– по отношению к Fe: «стрессовая» (ель) – «умеренно-толерантная» (сосна, береза) – «толерантная» (лиственница, дуб, липа);

– по отношению к Cd: «стрессовая» (ель, дуб) – «умеренно-стрессовая» (лиственница, липа, береза) – «умеренно-толерантная» (сосна);

– по отношению к Zn: «умеренно-толерантная» (сосна, лиственница, дуб, липа) – «толерантная» (ель, береза);

– по отношению к Pb: «умеренно-толерантная» (сосна, береза) – «толерантная» (лиственница, ель, дуб, липа).

Оценка транслокации ТМ из почвы в хвою и листья выявила незначительные различия в этом процессе между загрязненными и контрольными условиями (табл. 3.4.1). У всех древесных видов проявляются одинаковые видоспецифические реакции только в отношении следующих металлов: Fe и Pb – поддерживается низкая концентрация металлов в хвое и листьях относительно концентрации в почве, Cd – содержание металла в хвое и листьях превышает его содержание в почве. В отношении Cu в условиях загрязнения проявляются следующие реакции: лиственница, дуб – содержание металла в хвое и листьях

превышает его содержание в почве; липа, береза – содержание металла в хвое и листьях соответствует его содержанию в почве; сосна, ель – поддерживается низкая концентрация металла в хвое относительно концентрации в почве. В контроле у всех древесных видов поддерживается низкая концентрация Cu в хвое и листьях относительно концентрации в почве. В отношении Zn в условиях загрязнения у всех древесных видов содержание металла в хвое и листьях превышает его содержание в почве, а в контроле проявляются следующие реакции: сосна, ель, лиственница, дуб, липа – содержание металла в хвое и листьях соответствует его содержанию в почве; береза – содержание металла в листьях превышает его содержание в почве.

Выявлены следующие адаптивные реакции в отношении транслокации ТМ из почвы в хвою и листья:

***в условиях загрязнения:***

- по отношению к Cu: «умеренно-стрессовая» (сосна, ель) – нейтральная (липа, береза) – «умеренно-толерантная» (лиственница) – «толерантная» (дуб);
- по отношению к Fe: «стрессовая» у всех пород;
- по отношению к Cd: «толерантная» у всех пород;
- по отношению к Zn: «умеренно-толерантная» (сосна, лиственница, ель, дуб, липа) – «толерантная» (береза);
- по отношению к Pb: «стрессовая» у всех пород.

***в контроле:***

- по отношению к Cu: «стрессовая» у всех пород;
- по отношению к Fe: «стрессовая» у всех пород;
- по отношению к Cd: «толерантная» у всех пород;
- по отношению к Zn: «нейтральная» (сосна, лиственница, ель, дуб, липа) – «умеренно-толерантная» (береза);
- по отношению к Pb: «стрессовая» у всех пород.

Аналогичные исследования в Республике Башкортостан были проведены в условиях полиметаллического загрязнения в Стерлитамакском промышленном центре (СПЦ) и на отвалах вскрышных пород Кумертауского бурогоугольного

разреза (КБР) и Учалинского горно-обогатительного комбината (УГОК). Показано, что в условиях загрязнения концентрация металлов возрастает относительно контроля, незначительно на территории КБР и УГОК, и значительно в СПЦ (токсическое многократное превышение ПДК по Cd, Zn и Fe). Накопление металлов в хвое и листьях КБР и УГОК не превышает область избыточных концентраций, причем барьерная функция сосны работает значительно лучше, чем у березы. А в условиях СПЦ содержание металлов в хвое и листьях значительно возрастает, однако здесь наблюдается ряд видоспецифических особенностей: наилучшими барьерными функциями характеризуется береза повислая, тополь бальзамический характеризуется меньшей способностью препятствовать поступлению ТМ в листья, а лиственница Сукачева является гипераккумулятором всех ТМ, так как накапливает их в количествах в 1,5-2 раза превышающих область избыточных концентраций, а Cd – в 7 раз. Оценка транслокации ТМ из почвы в хвою и листья выявила видоспецифичность древесных растений: в условиях СПЦ по отношению к Fe, Cd и Pb все виды являются «исключателями»; по отношению к Zn лиственница является «аккумулятором», а береза и тополь «исключателями»; по отношению к Cu лиственница и тополь являются «аккумуляторами», а береза «исключателем». В условиях КБР и сосна и береза, а в условиях УГОК только сосна являются полными «исключателями» исследованных ТМ, а береза в условиях УГОК является «исключателем» Cu и Pb и «аккумулятором» остальных ТМ (Кулагин и др., 2010; Радостева, 2011).

Как видно из приведенных выше результатов собственных исследований и анализа аналогичных исследований других авторов в различных условиях промышленного загрязнения, адаптации древесных лесобразователей к загрязнению ТМ не зависят от их принадлежности к хвойным или лиственным видам. В зависимости от вида и интенсивности загрязнения один и тот же вид проявляет совершенно разные адаптивные реакции по отношению к концентрации ТМ в почве и усилению загрязнения, что свидетельствует о проявлении различного адаптивного потенциала рассматриваемых видов в каждом конкретном случае.

## Выводы

1. В почвах района исследований содержание Cu, Cd, Zn, Pb не превышает ПДК, однако выявлено превышение ПДК по Fe, причем в контроле значительно больше, чем в загрязненных условиях.

2. В условиях загрязнения наблюдается уменьшение содержания в почвах Cu, Fe, Zn относительно контроля и значительное увеличение концентрации Cd и Pb, что может быть вызвано их длительным накоплением при производстве и использовании этилированного бензина, дизельного топлива и мазута а также с наличием предприятий теплоэлектроцентрали.

3. Cd накапливается в хвое и листьях лесобразователей в значительных концентрациях, иногда в 2 и более раза превышающих область избыточных концентраций, что подавляет поступление Zn, который находится на границе дефицита. Остальные ТМ не превышают область избыточных концентраций.

4. Рассматриваемые виды распределились на 3 видоспецифические группы по накоплению ТМ при усилении загрязнения. К первой относятся лиственница и все лиственные породы, у которых в условиях загрязнения наблюдается увеличение концентрации Cu, Fe, Zn, Pb и уменьшение концентрации Cd. Ко второй относится ель, у которой увеличивается содержание только Zn и Pb и уменьшается содержание остальных ТМ. К третьей относится сосна, у которой увеличивается содержание всех ТМ, кроме Cu.

5. Все древесные виды являются «исключателями» Fe и Pb и «аккумуляторами» Cd. В отношении Cu в условиях загрязнения лиственница и дуб – «аккумуляторы», липа и береза – «индикаторы», а сосна и ель – «исключатели»; в контроле все древесные виды являются «исключателями». В отношении Zn в условиях загрязнения все древесные виды являются «аккумуляторами», а в контроле сосна, ель, лиственница, дуб, липа – «индикаторы», береза – «аккумулятор».

6. Для каждого вида показана относительная независимость адаптивных реакций по отношению к увеличению/уменьшению концентрации ТМ в почвах и по отношению к транслокации ТМ из почвы в хвою и листья. В целом, ель отнесена к видам со «стрессовой» адаптивной реакцией к накоплению ТМ, сосна

– к видам с «умеренно-толерантной» адаптивной реакцией, лиственница, дуб, липа и береза – к видам с «толерантной» адаптивной реакцией.

7. В целом в районе исследования лиственные породы накапливают изученные ТМ гораздо больше, чем хвойные породы, что позволяет рекомендовать их для озеленения вокруг промышленных центров с высоким уровнем загрязнения ТМ.

### 3.5. Дендрохронологические исследования

Для оценки влияния климатических аномалия на прирост древесных видов дендрохронологические параметры сопоставлены с климатическими данными по метеостанции г. Уфа (рис. 3.5.1). Согласно представленным данным, в районе исследования зафиксированы годы с климатическими аномалиями: жаркие и засушливые годы – 1943, 1948, 1949, 1957, 1966, 1972, 1975, 1981, 1982, 1989, 1991, 1995, 1996, 1998, 2004, 2010, 2012 годы; прохладные годы с обильными осадками – 1945, 1956, 1964, 1969, 1986, 1993, 1994, 2002 годы.

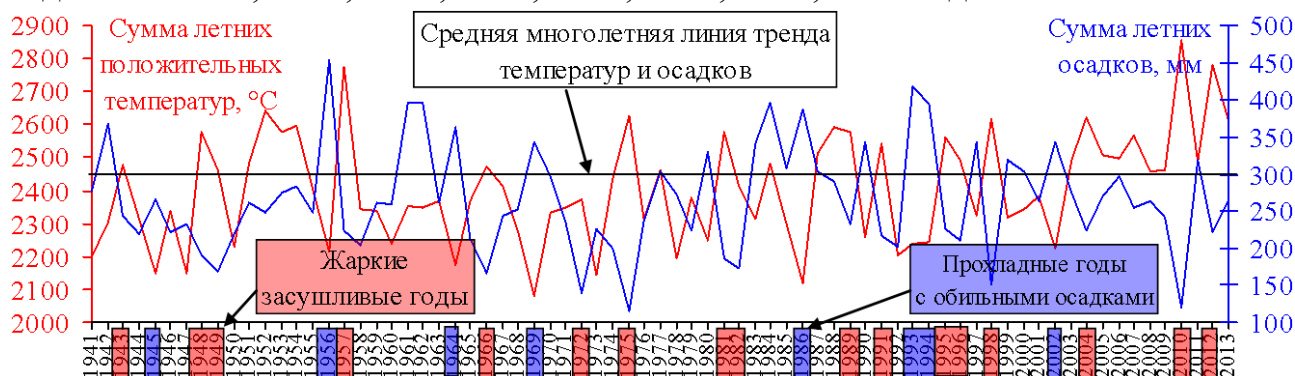


Рисунок 3.5.1. Динамика климатических показателей района исследований.

На фоне нефтехимического загрязнения прирост всех шести лесобразующих видов мало подвержены воздействию климатических факторов, как в условиях загрязнения, так и в контроле. На это указывают следующие факты:

1. В жаркие и засушливые годы депрессии прироста наблюдаются в небольших количествах, большинство из них с низким «К» (рис. 3.5.2А-3.5.7А):

– у сосны в условиях загрязнения семь депрессий прироста (1972, 1975, 1982, 1989, 1996, 2004, 2010 гг.), из них только две существенные с высоким «К» (1975, 2010 гг.), а в контроле пять депрессий прироста (1948, 1949, 1957, 1972, 2010 гг.), из них только одна существенная с высоким «К» (1949 г.);

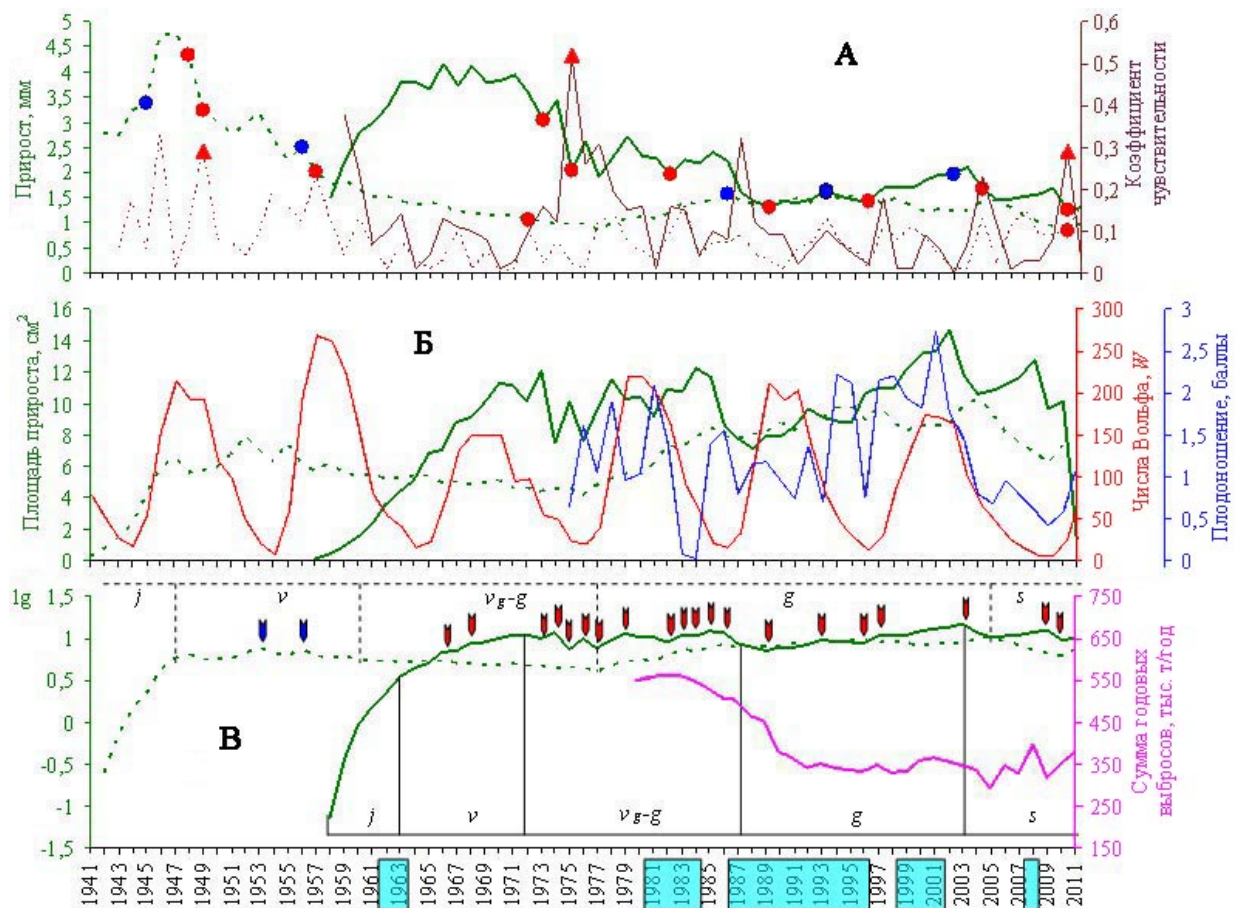


Рисунок 3.5.2. Влияние климата (А), циклов солнечной активности (Б), плодоношения (Б) и вспышек инвазий хвоегрызущих вредителей (В) на фоне нефтехимического загрязнения (В) на радиальный прирост (А), площадь прироста (Б) и онтогенетические периоды (В) сосны обыкновенной в условиях УПЦ. Здесь и далее в главе 3.5. условные обозначения: 1 – прирост в зоне сильного загрязнения и в контроле; 2 – коэффициент чувствительности (К) в зоне сильного загрязнения и в контроле; 3 – отклики прироста на жаркие засушливые годы и на прохладные годы с обильными осадками; 4 – чувствительные к климату древесно-кольцевые хронологии; 5 – циклы солнечной активности,  $W$ ; 6 – плодоношение, в баллах; 7 – периоды вспышек хвое- и листогрызущих насекомых; 8 – суммарные годовые объемы выбросов загрязняющих веществ от стационарных и передвижных источников, тыс. т/год; 9 – линии выделения онтогенетических периодов в зоне сильного загрязнения и в контроле; 10 – изломы логарифмированной площади прироста в зоне сильного загрязнения и в контроле.

— 1;	— 2;	● 3;	▲ 4;	— 5;
— 6;	■ 7;	— 8;	— 9;	— 10.



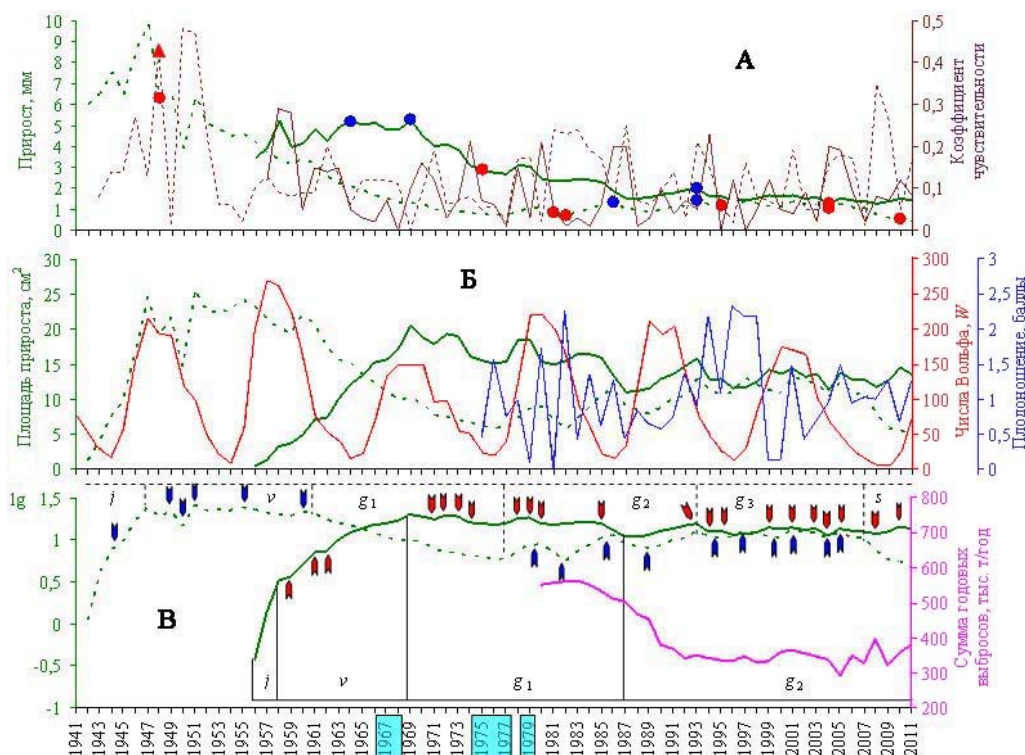


Рисунок 3.5.3. Влияние климата (А), циклов солнечной активности (Б), плодоношения (Б) и вспышек инвазий хвоегрызущих вредителей (В) на фоне нефтехимического загрязнения (В) на радиальный прирост (А), площадь прироста (Б) и онтогенетические периоды (В) лиственницы Сукачева в условиях УПЦ. Условные обозначения смотри на рис. 3.5.2.

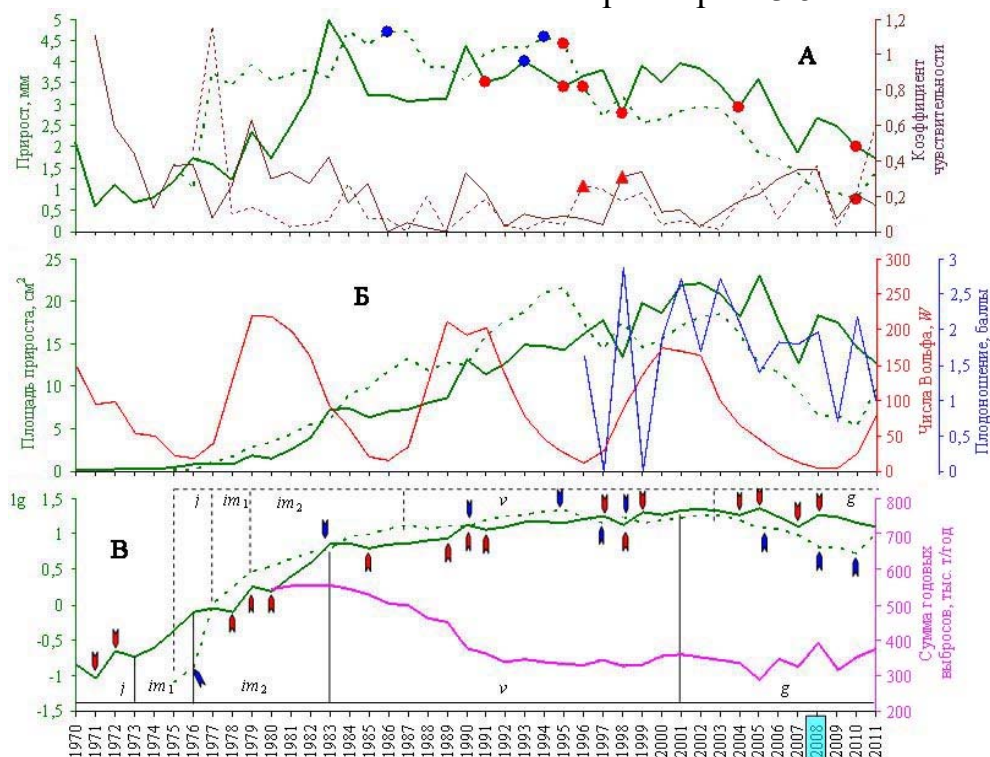


Рисунок 3.5.4. Влияние климата (А), циклов солнечной активности (Б), плодоношения (Б) и вспышек инвазий хвоегрызущих вредителей (В) на фоне нефтехимического загрязнения (В) на радиальный прирост (А), площадь прироста (Б) и онтогенетические периоды (В) ели сибирской в условиях УПЦ. Условные обозначения смотри на рис. 3.5.2.

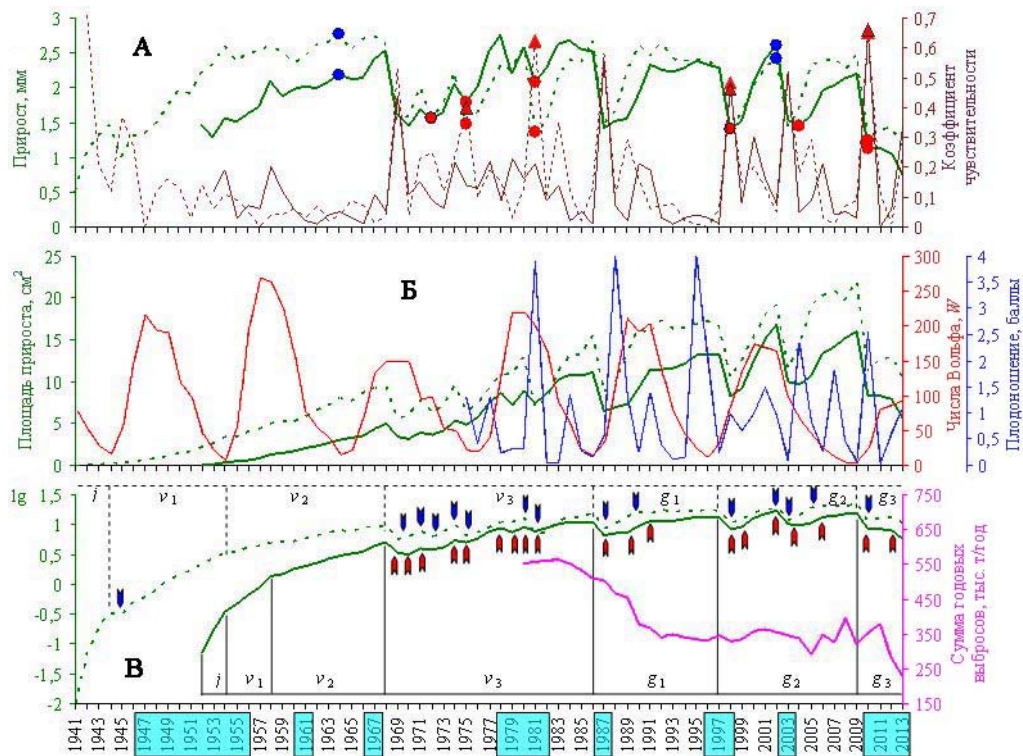


Рисунок 3.5.5. Влияние климата (А), циклов солнечной активности (Б), плодородия (Б) и вспышек инвазий листогрызущих вредителей (В) на фоне нефтехимического загрязнения (В) на радиальный прирост (А), площадь прироста (Б) и онтогенетические периоды (В) дуба черешчатого в условиях УПЦ. Условные обозначения смотри на рис. 3.5.2.

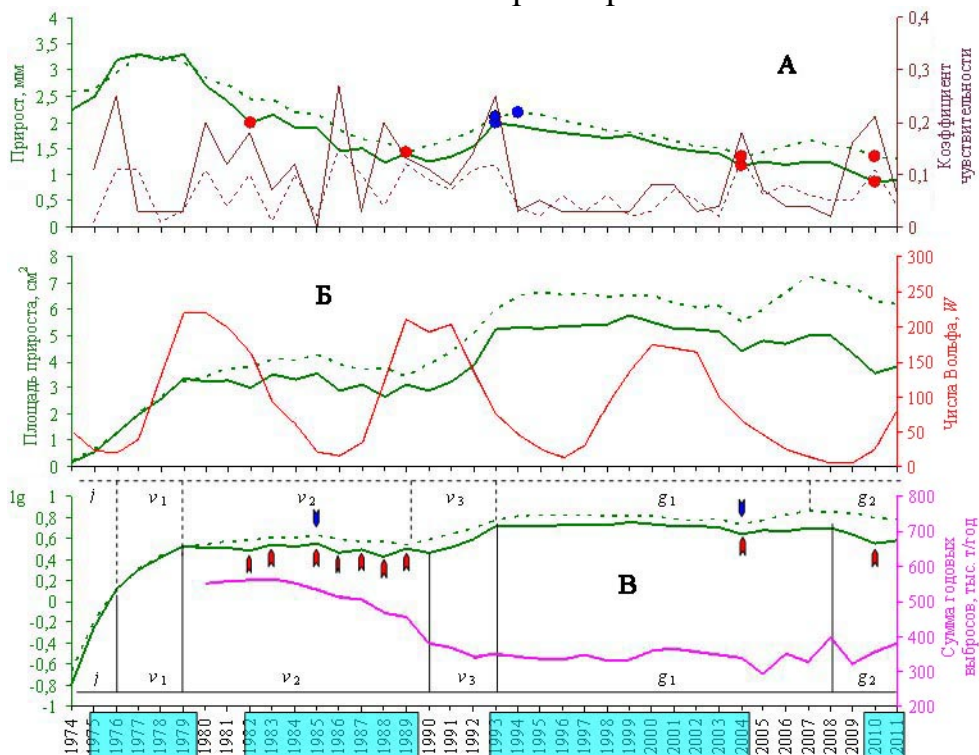


Рисунок 3.5.6. Влияние климата (А), циклов солнечной активности (Б) и вспышек инвазий листогрызущих вредителей (В) на фоне нефтехимического загрязнения (В) на радиальный прирост (А), площадь прироста (Б) и онтогенетические периоды (В) липы мелколистной в условиях УПЦ. Условные обозначения смотри на рис. 3.5.2.



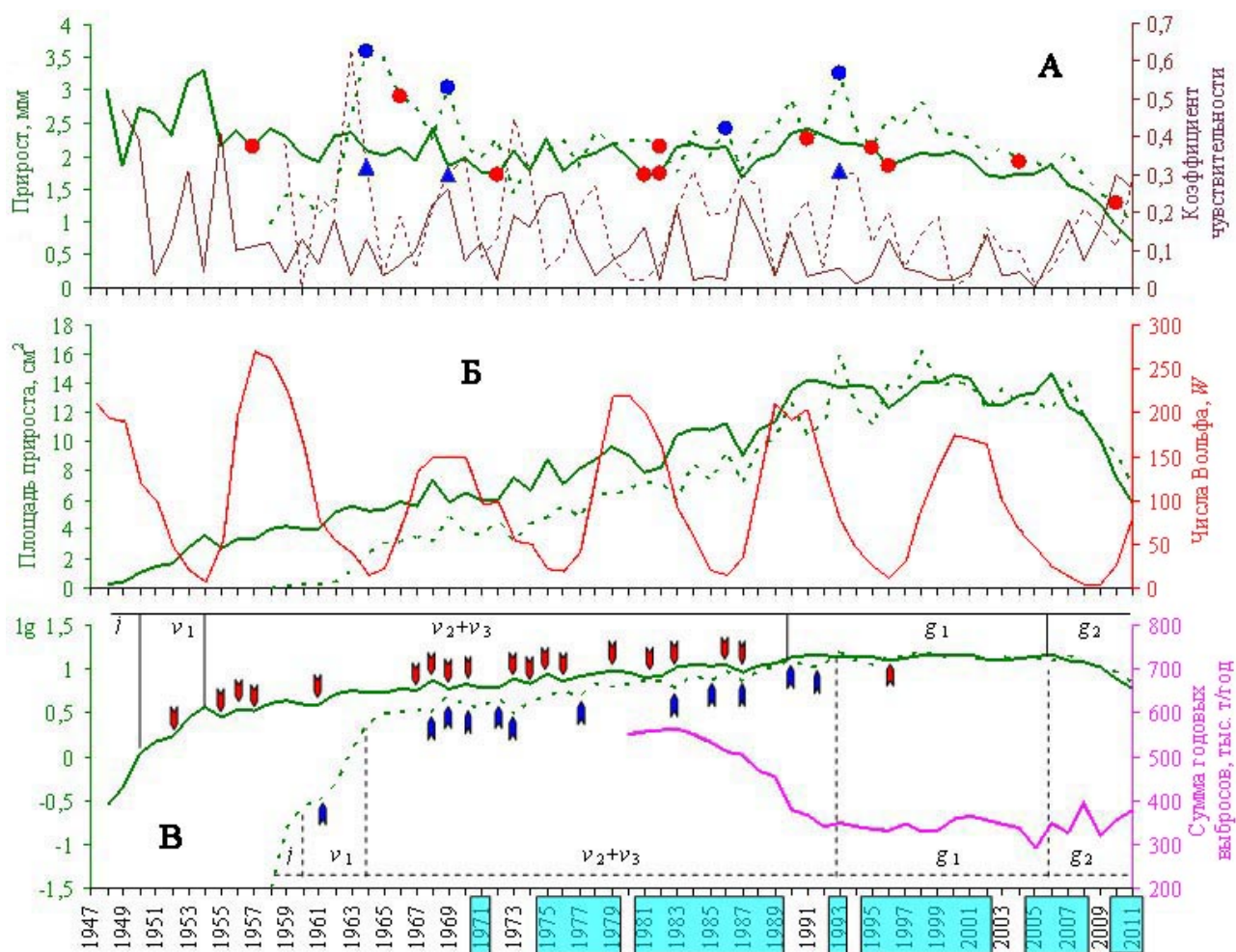


Рисунок 3.5.7. Влияние климата (А), циклов солнечной активности (Б) и вспышек инвазий листогрызущих вредителей (В) на фоне нефтехимического загрязнения (В) на радиальный прирост (А), площадь прироста (Б) и онтогенетические периоды (В) березы повислой в условиях УПЦ. Условные обозначения смотри на рис. 3.5.2.

– у лиственницы в условиях загрязнения две депрессии прироста (1975, 2004 гг.), обе не существенные с низким «К», а в контроле шесть депрессий прироста (1948, 1981, 1982, 1995, 2004, 2010 гг.), из них только одна существенная с высоким «К» (1948 г.);

– у ели в условиях загрязнения пять депрессий прироста (1991, 1995, 1998, 2004, 2010 гг.), из них только одна существенная с высоким «К» (1998 г.), а в контроле три депрессии прироста (1995, 1996, 2010 гг.), из них только одна существенный с высоким «К» (1996 г.);

– у дуба в условиях загрязнения шесть депрессий прироста (1972, 1975, 1981, 1998, 2004, 2010 гг.), из них два с высоким «К» (1998, 2010 гг.), а в контроле

шесть депрессий прироста (1972, 1975, 1981, 1991, 1998, 2010 гг.), из них четыре значительные с высоким «К» (1975, 1981, 1998, 2010 гг.);

– у липы в условиях загрязнения три депрессии прироста (1982, 2004, 2010 гг.), все незначительные с низким «К», а в контроле три депрессии прироста (1989, 2004, 2010 гг.), все незначительные с низким «К»;

– у березы в условиях загрязнения пять депрессий прироста (1957, 1972, 1981, 1982, 1996 гг.), все незначительные с низким «К», а в контроле шесть депрессий прироста (1966, 1982, 1991, 1995, 2004, 2010 гг.), все незначительные и с низким «К».

2. В прохладные годы с обильными осадками всплески прироста также наблюдаются в небольших количествах, и большинство из них низким «К» (рис. 3.5.2А-3.5.7А):

– у сосны в условиях загрязнения два всплеска прироста (1993, 2002 гг.) оба незначительные с низким «К», а в контроле четыре всплеска прироста (1945, 1956, 1986, 1993 гг.), все с низким «К»;

– у лиственницы в условиях загрязнения три всплеска прироста (1964, 1969, 1993 гг.), из них только один существенный, но с низким «К» (1969 г.), а в контроле два всплеска прироста (1986, 1993 гг.), оба незначительные с низким «К»

– у ели в условиях загрязнения только один незначительный всплеск прироста с низким «К» (1993 г.), а в контроле три всплеска прироста (1986, 1994, 2002 гг.), все незначительные с низким «К»;

– у дуба в условиях загрязнения два всплеска прироста (1964, 2002 гг.), из них только один значительный, но с низким «К» (2002 гг.), а в контроле два всплеска прироста (1964, 2002 гг.), из них только один значительный, но с низким «К» (2002 г.);

– у липы в условиях загрязнения только один незначительный всплеск прироста с низким «К» (1991 г.), и в контроле только один всплеск прироста (1993-1994 гг.), значительный, но с низким «К»;

– у березы в условиях загрязнения всплески прироста не наблюдаются, а в контроле четыре всплеска прироста (1964, 1969, 1986, 1993 гг.), из них три

значительные с высоким «К» (1964, 1969, 1993 гг.).

Следует отметить, что у всех лесообразователей прирост более чувствителен к жарким, чем к прохладным годам, как в условиях загрязнения, так и в условиях контроля.

3. Средний коэффициент чувствительности « $K_s$ » у всех древесных видов «низкий» и «очень низкий» и не превышает 0,24 (табл. 3.5.1).

Таблица 3.5.1. Корреляция рядов радиального прироста с суммой летних положительных температур ( $r_t$ ), суммой летних осадков ( $r_{oc}$ ), числами Вольфа ( $r_W$ ), динамикой плодоношения ( $r_{пл}$ ), суммарными годовыми объемами выбросов загрязняющих веществ от стационарных и передвижных источников ( $r_3$ ) и коэффициент чувствительности ( $K_s$ ) в условиях УЩ.

Древесный вид	Местоположение	$r_t$	$r_{oc}$	$r_W$	$r_{пл}$	$r_3$	$K_s$
Сосна	сильное загрязнение	-0,40	-0,02	-0,01	0,13	0,64	0,17
	контроль	-0,06	-0,07	0,15	0,13		0,08
Лиственница	сильное загрязнение	-0,35	-0,03	0,20	-0,18	0,78	0,09
	контроль	-0,09	-0,06	0,13	0,14		0,14
Ель	сильное загрязнение	-0,09	0,49	0,16	0,44	0,01	0,24
	контроль	-0,37	0,35	0,34	0,51		0,17
Дуб	сильное загрязнение	-0,50	0,23	0,06	-0,12	0,46	0,13
	контроль	-0,13	0,28	0,03	-0,18		0,16
Липа	сильное загрязнение	-0,32	-0,03	0,16	–	0,54	0,1
	контроль	-0,30	-0,06	0,11	–		0,07
Береза	сильное загрязнение	-0,12	0,10	0,16	–	0,15	0,12
	контроль	-0,22	0,07	-0,04	–		0,18

4. Корреляции между приростами и суммой положительных летних температур «слабая» и «очень слабая». Только у дуба в условиях загрязнения отмечена «средняя» теснота связи (-0,5), но в остальных случаях этот показатель колеблется от 0,06 до 0,4 (табл. 3.5.1).

5. Корреляции между приростами и суммой летних осадков «слабая» и «очень слабая». Только у ели в условиях загрязнения отмечена «средняя» теснота связи (0,49), но в остальных случаях этот показатель колеблется от 0,02 до 0,35 (табл. 3.5.1).

6. Циклы солнечной активности существенно не влияют на прирост. Периоды синхронных соизменений между приростами и циклами солнечной

активности незначительны и кратковременны (рис. 3.5.2Б-3.5.7Б). Тесноты корреляционных связей между приростами и числами Вольфа у всех древесных видов являются «слабыми» и «очень слабыми», показатели колеблются от 0,01 до 0,34 (табл. 3.5.1).

Периоды обильного плодоношения оказывают неоднозначное влияние на приросты древесных видов (рис. 3.5.2Б-3.5.7Б):

– у сосны в условиях загрязнения три всплеска прироста в неурожайные годы (1978-1981, 1982-1986, 2006-2011 гг.) и одна депрессия на обильное плодоношение (1987-1991 гг.), а в контроле только один всплеск в неурожайные годы (1978-1981 гг.);

– у лиственницы, как в условиях загрязнения, так и в контроле, не выявлено депрессий в урожайные и всплесков в неурожайные годы;

– у ели в условиях загрязнения три депрессии прироста в урожайные годы (1998, 2004, 2007 гг.) и три всплеска прироста в неурожайные годы (1997, 1999, 2005 гг.), а в контроле не выявлено депрессий прироста в урожайные и всплесков в неурожайные годы;

– у дуба, как в условиях загрязнения, так и в контроле, выявлено шесть депрессий прироста в урожайные годы (1981, 1987-1989, 1998-1999, 2004, 2010, 2012-2013 гг.) и семь всплесков прироста в неурожайные годы (1980, 1982-1983, 1985-1986, 1990, 1997, 2005-2006, 2008-2009 гг.);

Таким образом, периоды обильного плодоношения и низкой урожайности влияют на прирост хвойных пород только у сосны и ели и только в условиях загрязнения. При этом корреляция между приростом и плодоношением у ели значительно выше, чем у сосны и лиственницы, и характеризуется «средней» теснотой связи (табл. 3.5.1). В отличие от хвойных, прирост дуба более чувствителен к плодоношению, однако теснота корреляционной связи между приростом и плодоношением «очень слабая».

Вспышки инвазий хвое- и листогрызущих насекомых оказывают значительное влияние только на прирост лиственных пород, хвойные виды подвержены влиянию незначительно (рис. 3.5.2В-3.5.7В):

– у сосны в условиях загрязнения три депрессии прироста (1982, 1987-1989, 1995-1996 гг.), а в контроле инвазии фактически не оказывают влияния на прирост;

– у лиственницы в условиях загрязнения пять депрессий за период 1967-1977 гг., а в контроле инвазии фактически не оказывают влияния на прирост;

– у ели в условиях загрязнения инвазии фактически не оказывают влияния на прирост, а в контроле выявлена одна депрессия прироста в 2008 г.;

– у дуба, как в условиях загрязнения, так и в контроле, выявлено шесть депрессий прироста (1979, 1981, 1987, 1996-1998, 2003, 2010-2013 гг.);

– у липы, как в условиях загрязнения, так и в контроле, выявлено три периода затяжных депрессий (1982-1988, 1994-2004, 2010-2011 гг.);

– у березы в условиях загрязнения семь депрессий (1971, 1976, 1981-1982, 1987, 1996, 2001-2002, 2007-2008 гг.), и в контроле также семь депрессий (1971, 1983, 1987, 1995, 1999-2002, 2005-2006, 2008 гг.).

Таким образом, приросты сосны и лиственницы реагируют на инвазии хвоегрызущих насекомых только в условиях загрязнения и наиболее сильно в жаркие засушливые годы, в контрольных условиях инвазии не оказывают влияния на их приросты. У ели инвазия повлияла на прирост только в контроле. Приросты лиственных древесных видов реагируют на инвазии гораздо сильнее, чем хвойных. Дуб, липа и береза одинаково чувствительны к инвазиям как в условиях загрязнения, так и в условиях контроля и наиболее ярко в жаркие засушливые годы. Липа и береза гораздо более чувствительны к инвазиям, чем дуб. В условиях загрязнения чувствительность прироста сосны, лиственницы и дуба к биотическим факторам повышается относительно контроля, а у липы и березы снижается.

Напротив, промышленное загрязнение оказывает значительное влияние на радиальный прирост исследуемых лесообразующих видов.

У сосны прирост в условиях загрязнения значительно выше, чем в контроле (рис. 3.5.2А, достоверность различий показана в таблице 3.5.2), что может быть связано с влиянием углеводородного загрязнения в качестве

«внекорневой подкормки». Следует отметить синхронность изменений между кривыми прироста и выбросов загрязняющих веществ (рис. 3.5.2А, 3.5.2В). Кроме того, о высокой чувствительности сосны к загрязнению свидетельствует «сильная» корреляция (0,64) между приростом и суммарными годовыми выбросами загрязняющих веществ (табл. 3.5.1). Характер прироста изменяется: в условиях загрязнения он имеет скачкообразный характер, а в контроле характеризуется плавными изменениями. Промышленное загрязнение смещает период наибольшего накопления древесины (рис. 3.5.2Б) к более ранним срокам (в контроле он приходится на «g» период, а в промзоне на «v<sub>g</sub>-g») и, таким образом, ускоряет начало старения древостоев. В условиях загрязнения период «v<sub>g</sub>-g» является наиболее чувствительным к внешним стрессовым факторам, в этот период наблюдается наибольшее число (11) и самые глубокие изломы графика логарифмированной площади прироста (рис. 3.5.2В). В контроле только период «v» наиболее чувствителен к воздействию внешних стрессовых факторов, здесь наблюдаются два значительных излома, однако больше в течение онтогенеза изломов нет. Таким образом, в условиях загрязнения реакция прироста на внешние стрессовые факторы относительно контроля возрастает (особенно в период «v<sub>g</sub>-g»), а продолжительность онтогенетических периодов значительно сокращается (особенно «g» – на 12 лет). Множественный регрессионный анализ показывает (табл. 3.5.3), что в сумме все рассмотренные факторы объясняют 75% наблюдаемых изменений в динамике прироста сосны, при этом 56% вариаций прироста объясняется выделенными факторами с высокой достоверностью по критерию Фишера (6,66) и низкой нулевой гипотезой (0,0004). Самым значимым фактором для прироста сосны является промышленное загрязнение (Beta=0,67) с высокой достоверностью по критерию Стьюдента (4,72) и низкой нулевой гипотезой (0,00007). Остальные факторы образуют ряд возрастания: осадки < солнечная активность < плодоношение < температура.



Таблица 3.5.2. Достоверность различий между приростами в условиях загрязнения и в контроле по критерию Стьюдента (t) в условиях УПЦ (жирным шрифтом выделены статистически достоверные различия).

Онтогенетический период	t эмп.	p*	P**
Сосна			
Ювенильный	1,64	0,05	0,13
<b>Виргинильный</b>	<b>4,07</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0009</b>
<b>Вегетативно-генеративный</b>	<b>8,73</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0</b>
<b>Генеративный</b>	<b>3,74</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0008</b>
<b>Сенильный</b>	<b>7,07</b>	<b>0,001</b>	<b>0,00003</b>
Лиственница			
<b>Ювенильный</b>	<b>3,58</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>
Виргинильный	0,21	0,05	0,83
<b>Генеративный 1</b>	<b>7,18</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0</b>
<b>Генеративный 2</b>	<b>8,29</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0</b>
Ель			
Ювенильный	0,9	0,05	0,42
<b>Иматурный 1</b>	<b>8,49</b>	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>
<b>Иматурный 2</b>	<b>3,03</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>
Виргинильный	0,18	0,05	0,86
<b>Генеративный</b>	<b>4,94</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0002</b>
Дуб			
Ювенильный	1,39	0,05	0,22
Виргинильный 1	0,15	0,05	0,88
<b>Виргинильный 2</b>	<b>6,47</b>	<b>0,05</b>	<b>0,000002</b>
Виргинильный 3	1,24	0,05	0,22
Генеративный 1	1,39	0,05	0,18
Генеративный 2	0,94	0,05	0,36
<b>Генеративный 3</b>	<b>2,47</b>	<b>0,05</b>	<b>0,05</b>
Липа			
Ювенильный	0,25	0,05	0,81
Виргинильный 1	0,78	0,05	0,48
Виргинильный 2	1,53	0,05	0,14
Виргинильный 3	0,77	0,05	0,48
<b>Генеративный 1</b>	<b>2,22</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>
<b>Генеративный 2</b>	<b>5,52</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>
Береза			
<b>Ювенильный</b>	<b>3,38</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>
Виргинильный 1	1,12	0,05	0,31
<b>Виргинильный 2+3</b>	<b>3,09</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>
<b>Генеративный 1</b>	<b>2,49</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>
Генеративный 2	1,17	0,05	0,27

\*p – уровень значимости;

\*\*P – вероятность справедливости гипотезы.

Таблица 3.5.3. Множественный регрессионный анализ факторов, влияющих на радиальный прирост древесных видов в УПЦ (жирным шрифтом выделены статистически значимые показатели).

Факторы	Beta	Ст. Ош. Beta	B	Ст. Ош. B	t	p
<b>Сосна: R=0,75; R<sup>2</sup>=0,56; F(df=5,26)=6,66; p&lt;0,0004</b> Станд. ошибка оценки: 0,25						
Сумма летних температур	-0,32	0,20	-0,0007	0,0004	-1,60	0,12
Сумма летних осадков	-0,04	0,19	-0,0002	0,0009	-0,20	0,84
Циклы солнечной активности	-0,12	0,15	-0,0006	0,0007	-0,83	0,41
Плодоношение	0,21	0,15	0,11	0,07	1,43	0,17
<b>Промышленное загрязнение</b>	<b>0,67</b>	<b>0,14</b>	<b>0,003</b>	<b>0,0005</b>	<b>4,72</b>	<b>0,00007</b>
<b>Лиственница: R=0,84; R<sup>2</sup>=0,702; F(df=5,26)=12,26; p=0</b> Станд. ошибка оценки: 0,22						
Сумма летних температур	-0,29	0,16	-0,0007	0,0004	-1,79	0,09
Сумма летних осадков	-0,11	0,16	-0,0006	0,0008	-0,70	0,49
Циклы солнечной активности	0,15	0,12	0,0008	0,0006	1,24	0,22
Плодоношение	0,05	0,12	0,03	0,07	0,43	0,67
<b>Промышленное загрязнение</b>	<b>0,72</b>	<b>0,11</b>	<b>0,003</b>	<b>0,0005</b>	<b>6,41</b>	<b>0,000001</b>
<b>Ель: R=0,503; R<sup>2</sup>=0,25; F(df=5,26)=1,76; p&lt;0,16;</b> Станд. ошибка оценки: 0,73						
Сумма летних температур	-0,29	0,25	-0,001	0,001	-1,18	0,25
Сумма летних осадков	0,24	0,27	0,002	0,003	0,89	0,38
Циклы солнечной активности	0,14	0,19	0,002	0,002	0,77	0,45
Плодоношение	0,00	0,19	-0,0007	0,16	-0,005	1,00
Промышленное загрязнение	-0,11	0,18	-0,001	0,002	-0,62	0,54
<b>Дуб: R=0,76; R<sup>2</sup>=0,58; F(df=5,22)=6,03; p&lt;0,0012</b> Станд. ошибка оценки: 0,37						
<b>Сумма летних температур</b>	<b>-1,09</b>	<b>0,23</b>	<b>-0,003</b>	<b>0,001</b>	<b>-4,78</b>	<b>0,00009</b>
Сумма летних осадков	-0,43	0,21	-0,003	0,002	-2,04	0,05
Циклы солнечной активности	-0,21	0,14	-0,002	0,001	-1,43	0,17
Плодоношение	0,18	0,16	0,04	0,04	1,11	0,28
Промышленное загрязнение	0,03	0,15	0,0002	0,001	0,18	0,86
<b>Липа R=0,65; R<sup>2</sup>=0,42; F(df=4,27)=4,92; p&lt;0,004;</b> Станд. ошибка оценки: 0,34						
Сумма летних температур	-0,40	0,21	-0,001	0,0006	-1,90	0,07
Сумма летних осадков	-0,13	0,21	-0,0007	0,0012	-0,61	0,54
Циклы солнечной активности	0,11	0,16	0,0007	0,0009	0,69	0,49
<b>Промышленное загрязнение</b>	<b>0,47</b>	<b>0,15</b>	<b>0,002</b>	<b>0,0007</b>	<b>3,05</b>	<b>0,005</b>
<b>Береза R=0,55; R<sup>2</sup>=0,31; F(df=4,27)=2,98; p&lt;0,037</b> Станд. ошибка оценки: 0,34						
Сумма летних температур	-0,42	0,23	-0,001	0,0006	-1,81	0,08
Сумма летних осадков	0,05	0,23	0,0002	0,001	0,20	0,84
Циклы солнечной активности	0,26	0,17	0,001	0,0009	1,46	0,16
Промышленное загрязнение	0,009	0,17	0,00004	0,0007	0,05	0,96

Прирост лиственницы в контроле на начальных стадиях роста (периоды «j» и «v») значительно больше, чем в условиях загрязнения, но в остальные периоды онтогенеза ситуация меняется на противоположную (рис. 3.5.3А, табл. 3.5.2). Таким образом, углеводородное загрязнение оказывает стимулирующее влияние на прирост как «внекорневая подкормка» только у зрелых деревьев.

Синхронность соизменения между кривыми прироста и выбросов загрязняющих веществ (рис. 3.5.3А, 3.5.3В) и «сильная» корреляция (0,78) между приростом и суммарными годовыми выбросами загрязняющих веществ (табл. 3.5.1) указывают на значительную чувствительность лиственницы к загрязнению. Характер прироста изменяется: в условиях загрязнения он имеет скачкообразный характер, а в контроле характеризуется плавными изменениями. Промышленное загрязнение смещает период наибольшего накопления древесины (рис. 3.5.3Б) к более поздним срокам (в контроле он приходится на «v» период, а в промзоне на «g<sub>1</sub>») и, таким образом, отдалает начало старения древостоев. В условиях загрязнения на протяжении всего онтогенеза прирост лиственницы весьма чувствителен к воздействию внешних стрессовых факторов (рис. 3.5.3В). Наиболее чувствительными периодами являются «g<sub>1</sub>» и «g<sub>2</sub>» (5 и 10 изломов графика соответственно). В контроле прирост лиственницы также чувствителен к внешним стрессовым факторам, но значительно меньше, чем в условиях загрязнения. Наиболее чувствительными периодами здесь являются «g<sub>2</sub>» и «g<sub>3</sub>» (4 и 6 изломов графика соответственно). Таким образом, в условиях загрязнения реакция прироста на внешние стрессовые факторы относительно контроля возрастает (особенно в период «g<sub>2</sub>»), а продолжительность онтогенетических периодов значительно увеличивается (особенно периода «g<sub>2</sub>» – на 8) лет. Множественный регрессионный анализ показывает (табл. 3.5.3), что в сумме все рассмотренные факторы объясняют 84% наблюдаемых изменений в динамике прироста лиственницы, при этом 70% вариаций прироста объясняется выделенными факторами с высокой достоверностью по критерию Фишера (12,26) и нулевой гипотезой, стремящейся к нулю. Самым значимым фактором для прироста лиственницы является промышленное загрязнение (Beta=0,72) с высокой достоверностью по критерию Стьюдента (6,41) и низкой нулевой гипотезой (0,000001). Остальные факторы образуют ряд возрастания: плодonoшение < осадки < солнечная активность < температура.

На начальных стадиях роста и до середины «v» периода прирост ели в контроле значительно больше, чем в условиях загрязнения, но с середины «v»

периода ситуация начинает меняться на противоположную (рис. 3.5.4А, табл. 3.5.2). Таким образом, углеводородное загрязнение оказывает стимулирующее влияние на прирост как «внекорневая подкормка» только у зрелых деревьев. «Очень слабая» корреляция (0,01) между приростом и суммарными годовыми выбросами загрязняющих веществ (табл. 3.5.1) и отсутствие четких соизменений между кривыми прироста и выбросов загрязняющих веществ (рис. 3.5.4А, 3.5.4В) указывают на низкую чувствительность ели к промышленному загрязнению. Прирост имеет скачкообразный характер на протяжении всего онтогенеза как в условиях промышленного загрязнения, так и в условиях контроля. Промышленное загрязнение смещает период наибольшего накопления древесины (рис. 3.5.4Б) к более поздним срокам (в контроле он приходится на «v» период а в промзоне на «g») и, таким образом, отдалает начало старения древостоев. В условиях загрязнения на протяжении всего онтогенеза прирост ели достаточно чувствителен к влиянию внешних стрессовых факторов (рис. 3.5.4В). Наиболее чувствительными периодами являются «v» и «g» (7 и 4 излома графика соответственно). В условиях контроля на протяжении всего онтогенеза прирост ели также чувствительно к влиянию внешних стрессовых факторов, но значительно меньше, чем в условиях загрязнения. Наиболее чувствительными периодами здесь являются «v» и «g» (4 и 3 излома графика соответственно). Таким образом, в условиях загрязнения реакция прироста на внешние стрессовые факторы относительно контроля возрастает (особенно в «v» периоде), но продолжительность онтогенетических периодов не меняется. Множественный регрессионный анализ показывает (табл. 3.5.3), что в сумме все рассмотренные факторы недостаточно объясняют наблюдаемые изменения в динамике прироста ели – всего 50%, при этом только 25% вариаций прироста объясняется выделенными факторами с низкой достоверностью по критерию Фишера (1,76) и высокой нулевой гипотезой (0,16). Самым значимым фактором для прироста ели является сумма летних температур (Beta=-0,29) с низкой достоверностью по критерию Стьюдента (-1,18) и высокой нулевой гипотезой (0,25). Остальные факторы образуют ряд возрастания: плодоношение < промышленное загрязнение < солнечная активность < осадки.

Промышленное загрязнение лишь незначительно подавляет прирост дуба: в контроле прирост лишь немного выше, чем в условиях загрязнения, а достоверные различия наблюдаются только в период «v<sub>2</sub>» (рис. 3.5.5А, табл. 3.5.2). О значительной чувствительности дуба к загрязнению свидетельствует «сильная» корреляция (0,64) между приростом и суммарными годовыми выбросами загрязняющих веществ (табл. 3.5.1), несмотря на слабую синхронность соизменения между кривыми прироста и выбросов загрязняющих веществ (рис. 3.5.5А, 3.5.5В). Как в условиях загрязнения, так и в контроле прироста имеют скачкообразный характер на протяжении всего онтогенеза, а также имеют одинаковый период наибольшего накопления древесины – «g<sub>2</sub>» (рис. 3.5.5Б). Прирост дуба достаточно чувствителен к воздействию внешних стрессовых факторов в течение всего онтогенеза, но в условиях загрязнения в большей степени, чем в контроле (рис. 3.5.5В). Наиболее чувствительными периодами являются «v<sub>3</sub>» и «g<sub>2</sub>». Таким образом, в условиях загрязнения реакция прироста на внешние стрессовые факторы относительно контроля возрастает (особенно в периоды «v<sub>3</sub>» и «g<sub>2</sub>»), а продолжительность онтогенетических периодов сокращается («v<sub>1</sub>» – на шесть лет, «v<sub>2</sub>» – на четыре года). Следует отметить, что в районе исследований прирост дуба подвержен значительным депрессиям в точках перехода между периодами онтогенеза. Множественный регрессионный анализ показывает (табл. 3.5.3), что в сумме все рассмотренные факторы объясняют 76% наблюдаемых изменений в динамике прироста дуба, при этом 58% вариаций прироста объясняется выделенными факторами с высокой достоверностью по критерию Фишера (6,03) и низкой нулевой гипотезой (0,0012). Самым значимым фактором для прироста дуба является сумма летних температур (Beta=-1,09) с высокой достоверностью по критерию Стьюдента (-4,78) и низкой нулевой гипотезой (0,00009). Остальные факторы образуют ряд возрастания: промышленное загрязнение < плодоношение < солнечная активность < осадки.

Углеродное загрязнение подавляет прирост липы, но незначительно: в условиях загрязнения он меньше, чем в контроле, но достоверно отличается только в период «g» (рис. 3.5.6А, табл. 3.5.2). «Средняя» (0,54) корреляция между

приростом и суммарными годовыми выбросами загрязняющих веществ (табл. 3.5.1), а также синхронность соизменений между кривыми прироста и выбросов загрязняющих веществ (рис. 3.5.6А, 3.5.6В) свидетельствуют о значительной чувствительности липы к загрязнению. Характер прироста изменяется: в условиях загрязнения он имеет скачкообразный характер, а в контроле характеризуется плавными изменениями. Промышленное загрязнение не вызывает смещение периода наибольшего накопления древесины: в условиях загрязнения и в контроле он приходится на период « $g_1$ » (рис. 3.5.6Б). Период « $v_2$ » является наиболее чувствителен к воздействию внешних стрессовых факторов в условиях загрязнения (рис. 3.5.6В) – здесь наблюдается наибольшее количество изломов графика логарифмированной площади прироста (семь из девяти). В контроле прирост липы не чувствителен к внешним стрессовым факторам – за весь онтогенез обнаружено только два очень слабых излома графика логарифмированной площади прироста. Таким образом, в условиях загрязнения реакция прироста на внешние стрессовые факторы относительно контроля возрастает, при этом продолжительность онтогенетических периодов не меняется. Множественный регрессионный анализ показывает (табл. 3.5.3), что в сумме все рассмотренные факторы объясняют 65% наблюдаемых изменений в динамике прироста липы, при этом 42% вариаций прироста объясняется выделенными факторами с высокой достоверностью по критерию Фишера (4,92) и низкой нулевой гипотезой (0,004). Самым значимым фактором для прироста липы является промышленное загрязнение ( $Beta=0,47$ ) с высокой достоверностью по критерию Стьюдента (3,05) и низкой нулевой гипотезой (0,005). Остальные факторы образуют ряд возрастания: солнечная активность < осадки < температура.

У березы на начальных этапах роста (периоды « $j-g_1$ ») прирост в условиях загрязнения значительно больше, чем в контроле. Начиная с периода « $g_1$ » различия в величине прироста практически исчезают, а достоверность различий уменьшается (рис. 3.5.7А, табл. 3.5.2). Таким образом, углеводородное загрязнение как «внекорневая подкормка» оказывает стимулирующее влияние на прирост только у молодых деревьев, но с возрастом подавляет его. Сопоставление

кривых прироста и выбросов загрязняющих веществ не позволяет выявить какую-либо закономерность (рис. 3.5.7А, 3.5.7В), а «очень слабая» корреляция (0,15) между приростом и суммарными годовыми выбросами загрязняющих веществ (табл. 3.5.1) указывает на небольшую чувствительность березы к промышленному загрязнению. Как в условиях загрязнения, так и в условиях контроля прироста имеют скачкообразный характер на протяжении всего онтогенеза, а также имеют одинаковый период наибольшего накопления древесины – « $g_1$ » (рис. 3.5.7Б). Периоды « $v_2$ » и « $v_3$ » являются наиболее чувствительными к влиянию внешних стрессовых факторов (рис. 3.5.7В) как в условиях загрязнения, так и в условиях контроля (17 и 11 изломов графика соответственно). Таким образом, в условиях загрязнения повышается чувствительность прироста к стрессовым факторам, а продолжительность онтогенетических периодов увеличивается (« $v$ » – на семь лет, « $g_1$ » – на три года). Следует отметить, что как в условиях загрязнения, так и в условиях контроля граница перехода между периодами « $v_2$ » и « $v_3$ » не выражена. Множественный регрессионный анализ показывает (табл. 3.5.3), что в сумме все рассмотренные факторы недостаточно объясняют наблюдаемые изменения в динамике прироста березы – всего 55%, при этом только 31% вариаций прироста объясняется выделенными факторами с низкой достоверностью по критерию Фишера (2,98) и низкой нулевой гипотезой (0,037). Самым значимым фактором для прироста березы является сумма летних температур (Beta=-0,42) с низкой достоверностью по критерию Стьюдента (-1,81) и низкой нулевой гипотезой (0,08). Остальные факторы образуют ряд возрастания: промышленное загрязнение < осадки < солнечная активность.

Выявлены следующие видоспецифические адаптивные реакции дендрохронологических характеристик древесных видов на нефтехимическое загрязнение (табл. 3.5.4):

– величина прироста: «стрессовые» (липа) – «умеренно-стрессовые» (дуб, береза) – «умеренно-толерантные» (лиственница, ель) – «толерантные» (сосна);

Таблица 3.5.4. Адаптивные реакции дендрохронологических характеристик древесных видов на нефтехимическое загрязнение в условиях УПЦ (величина прироста, длительность онтогенетических периодов, периоды максимального накопления древесины: ↓↓ – стрессовая, ↓ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↑ – умеренно-толерантная, ↑↑ – толерантная; корреляционные связи с приростом: ↑↑ – стрессовая, ↑ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↓ – умеренно-толерантная, ↓↓ – толерантная).

Влияние нефтехимического загрязнения на:	Сосна	Лиственница	Ель	Дуб	Липа	Береза
величину прироста	↑↑	↑	↑	↓	↓↓	↓
длительность онтогенетических периодов	↓↓	↑↑	(–)	↓↓	(–)	↑↑
периоды максимального накопления древесины	↓↓	↑↑	↑↑	(–)	(–)	(–)
силу корреляционной связи с приростом	(–)	↑	↓↓	↓	(–)	↓↓

↑↑ – значительное и достоверное увеличение прироста и длительности онтогенетических периодов, смещение периода максимального накопления древесины к более поздним срокам, «очень сильные» корреляционные связи прироста с загрязнением;

↑ – незначительное и недостоверное увеличение прироста и длительности онтогенетических периодов, смещение периода максимального накопления древесины к более поздним срокам, «сильные» корреляционные связи прироста с загрязнением;

(–) – изменения дендрохронологических характеристик отсутствуют, «средние» корреляционные связи прироста с загрязнением;

↓ – незначительное и недостоверное уменьшение прироста и длительности онтогенетических периодов, смещение периода максимального накопления древесины к более ранним срокам, «слабые» корреляционные связи прироста с загрязнением;

↓↓ – значительное и достоверное уменьшение прироста и длительности онтогенетических периодов, смещение периода максимального накопления древесины к более ранним срокам, «очень слабые» корреляционные связи прироста с загрязнением.



– длительность онтогенетических периодов: «стрессовые» (сосна, дуб) – «нейтральные» (ель, липа) – «толерантные» (лиственница, береза);

– периоды максимального накопления древесины: «стрессовые» (сосна) – «нейтральные» (дуб, липа, береза) – «толерантные» (лиственница, ель);

– сила корреляционной связи прироста с загрязнением: «умеренно-стрессовые» (лиственница) – «нейтральные» (сосна, липа) – «умеренно-толерантные» (дуб) – «толерантные» (ель, береза).

При всей поливариантности адаптивных реакций можно с определенной долей условности сказать, что дендрохронологические характеристики сосны тяготеют к «стрессовым» реакциям, липы – к «нейтральным», дуба – к «умеренно-толерантным», лиственницы, ели и березы – к «толерантным».

С.Г. Шиятовым и др. (1992) было показано снижение роли температурного фактора на прирост деревьев по мере движения от Полярного к Южному Уралу. Кроме того, С.Е. Кучеровым (1988) указывалось наличие достаточно сильной связи радиального прироста сосны и лиственницы с летними осадками на Зилаирском плато, причем для лиственницы (2010) наиболее тесная и положительная связь с осадками (и отрицательная с температурами) показана для мая-июня-июля. Для ели сибирской (Моисеев и др., 2016), произрастающей на склонах горного массива Ирмель, выявлено, что на прирост оказывают влияние больше внешние, нежели внутренние факторы. Многоствольные деревья более требовательны и чувствительны к факторам окружающей среды, чем одноствольные: у одноствольной формы роста связей с температурами и осадками не зафиксировано, а для многоствольников положительное влияние с температурой и осадками обнаруживается только для отдельных месяцев. Сопоставление этих данных с результатами наших исследований показывает, что продвижение от горной части Южного Урала к Предуралью в сочетании с появлением значительного техногенного пресса вызывает проявление видоспецифических связей прироста с климатическими факторами: коэффициент чувствительности у всех пород в целом низкий, а корреляционные связи с осадками и температурой (причем с температурами всегда отрицательные) в

условиях промышленного загрязнения у исследуемых видов не обнаруживают единой четкой тенденции. Общей закономерностью является только то, что уменьшение (или увеличение) корреляции прироста с осадками сопровождается адекватным увеличением (или уменьшением) корреляции с температурами. Причины слабого влияния климата на прирост вполне объяснимы. На примере сосны обыкновенной показано, что чувствительность прироста к климатическому фактору смягчается в периоды, когда возникает значительное давление со стороны промышленного загрязнения (Sensuła et al., 2015, 2017). С другой стороны, отсутствие тесной корреляции между динамикой прироста и колебаниями климатических факторов еще не говорит об отсутствии влияния последних, объективность получаемых коэффициентов корреляции находится в зависимости от лимитирующих прирост факторов, которые из года в год меняются (Александрова, 2007). То есть причиной отсутствия тесной корреляции может служить смена лимитирующих факторов в разные годы, либо их компенсаторное действие.

Полной ясности в вопросе зависимости радиального прироста от солнечной активности пока нет. Нашими исследованиями показано, что влияние солнечной активности на радиальный прирост всех шести исследованных лесообразователей чрезвычайно мало – корреляционная связь оценивается как «очень слабая» и визуальная синхронность соизменений в графиках прироста и чисел Вольфа выделяется только при построении линий тренда. Как отмечает Г.И. Сачок (1980): «...литература по солнечно-земным связям весьма обширна, а сама проблема является одной из сложнейших и запутанных в науках о Земле. Разноречивые толкования связи прироста деревьев с солнечной активностью можно объяснить разнохарактерностью материала и бесконечным разнообразием используемых методов анализа, а также эпизодичностью исследований на региональном материале, в которых эта связь выявлялась как побочный результат при решении других задач». Таким образом, связь динамики стволовой продуктивности с солнечной активностью полностью никем не отрицается, однако ясных и бесспорных представлений о механизме связи «активность Солнца – прирост» нет.

Влияние солнечной активности на прирост деревьев осуществляется через климатические факторы, но нельзя исключать и ее возможное прямое влияние на растения (Киселев и др., 2010).

Инвазии хвое- и листогрызущих насекомых в целом слабо отражаются на приросте хвойных, но гораздо значительнее отражаются на приросте лиственных лесообразователей. Сосна и лиственница реагирует на инвазии только в зоне сильного загрязнения, причем наиболее ярко в жаркие засушливые годы, в контроле инвазии фактически не оказывают влияния на прирост. Ель фактически не реагирует на инвазии. Дуб, береза и липа одинаково чувствительно реагируют на инвазии как в зоне сильного загрязнения, так и в контроле, причем наиболее ярко в жаркие засушливые годы. Но в условиях загрязнения чувствительность прироста сосны, лиственницы и дуба к действию биотических факторов повышается, а у березы и липы понижается.

Большинство исследователей указывают на отрицательное влияние периодов обильного плодоношения на радиальный прирост как для хвойных, так и для лиственных древесных растений. В наших исследованиях наиболее чувствительным к плодоношению является прирост дуба, несмотря на «очень слабые» корреляционные связи между этими параметрами. У дуба в условиях загрязнения и в контроле наблюдается наибольшее количество депрессий прироста в периоды обильного плодоношения и всплесков в периоды неурожая, на это же указывают и отрицательные корреляционные связи. Прирост хвойных видов очень слабо реагирует на периоды обильного плодоношения, корреляция между этими параметрами положительная (за исключением лиственницы в условиях загрязнения), а количество депрессий и всплесков прироста, связанных с плодоношением, незначительное (у лиственницы вообще отсутствуют). У всех рассматриваемых пород (за исключением сосны) в условиях загрязнения связь между приростом и плодоношением ослабевает по сравнению с контролем.

Различные авторы указывают либо на уменьшение (как правило) прироста в условиях загрязнения относительно контроля, либо на увеличение, либо на краткосрочное увеличение. При этом получаемые результаты зависят как от вида

древесного растения, так и от состава загрязняющих веществ, интенсивности загрязнения, удаленности от источника загрязнения, розы ветров, географического расположения района исследований, рельефа местности и т.д. В нашем случае углеводородный тип загрязнения окружающей среды и видоспецифические реакции прироста древесных видов очевидны. Для хвойных лесообразователей углеводородное загрязнение выступает в качестве «внекорневой подкормки», что проявляется в стимуляции увеличения прироста стволовой древесины относительно контрольных величин, причем наиболее ярко это проявилось у сосны и лиственницы. Видоспецифичность данной реакции объясняется эколого-биологическими свойствами видов: сосна и лиственница относятся к светлохвойным быстрорастущим древесным видам, ель относится к темнохвойным медленнорастущим древесным видам. Лиственные лесообразователи реагируют на данный тип загрязнения неоднозначно: у дуба и липы наблюдается незначительное подавление прироста в условиях загрязнения относительно контроля, с невысокой достоверностью различий, у березы – значительная стимуляция прироста в ювенильном и виргинильном периодах, однако начиная с генеративного периода различия между загрязнением и контролем полностью исчезают. Здесь также прослеживается влияние эколого-биологических свойств видов: береза является мелколиственным быстрорастущим пионерным видом с высокой энергией роста на начальных этапах онтогенеза, поэтому «внекорневая подкормка» в первое время срабатывает как стимулятор прироста; дуб и липа – относятся к широколиственным медленно растущим видам, образующим в районе исследования смешанные дубово-липовые древостои. Поскольку у лиственных лесообразователей площадь контакта и поглощения токсикантов через ассимиляционный аппарат значительно больше, чем у хвойных, то в конечном итоге промышленное загрязнение приводит к подавлению их прироста.

В дендрэкологии принято считать, что древесные виды, находящиеся на границе ареала своего естественного распространения, гораздо чувствительнее к действию техногенных факторов на фоне естественных природно-климатических

лимитирующих факторов. В наших исследованиях лиственница, ель и дуб находятся на границе ареала распространения, а сосна, липа и береза – в пределах ареала. Однако, углеводородное загрязнение накладывает специфический эффект на исследуемые древесные виды. Во-первых, прирост лиственницы значительно превышает прирост ели и сосны, причем прирост сосны в этом ряду наименьший. Также и прирост дуба значительно превышает прирост березы и липы, причем прирост липы в этом ряду наименьший. Прирост лиственницы в течение онтогенеза имеет значительно больше депрессий, чем у сосны и ели, но при этом их глубина и продолжительность меньше, чем у сосны и ели. Прирост дуба в течение онтогенеза имеет значительно больше депрессий, чем у березы и липы, и их глубина и продолжительность больше, чем у березы и липы. В условиях загрязнения относительно контроля у всех хвойных и лиственных видов увеличивается количество депрессий, их глубина и продолжительность, а также чувствительность к техногенным факторам и степень их влияния на прирост. Лиственница по данным характеристикам занимает лидирующее положение, сосна – среднее, ель меньше подвержена депрессиям; дуб по данным характеристикам занимает лидирующее положение, береза – среднее, липа меньше всего подвержена депрессиям. Кроме того, в условиях загрязнения у лиственницы и березы увеличивается длительность онтогенетических периодов, у ели и липы не изменяется, у сосны и дуба – сокращается.

В. Wertz (2012) было показано, что в годы повышения уровня загрязнения воздуха в Нагорье Кельце (Польша) от соседних высоко индустриализированных регионов Śląsk и Małopolska влияние на прирост хвойных видов проявилось в уменьшении ширины древесных колец и увеличении вариации роста, при этом ель была самой чувствительной среди исследованных видов, менее чувствительной была сосна, лиственница – наименее чувствительная. В нашем случае в условиях Предуралья углеводородное загрязнение стимулирует увеличение прироста хвойных видов, а чувствительность видов имеет обратную зависимость: лиственница является самым чувствительным видом, сосна – менее чувствительна, ель – наименее чувствительная.

В литературных источниках имеются указания, что значительное снижение объемов выбросов промышленных предприятий стимулирует существенное и достоверное увеличение прироста древостоев, произрастающих в импактной зоне (Danek, 2007; Борисова, 2009; Stravinskiene et al., 2013; Sensuła et al., 2015, 2017; Barniak, Krapiec, 2016; Łuszczuńska et al., 2018). В районе исследований начиная с 1990-х годов имеются данные о периодах снижения объемов выбросов загрязняющих веществ. В начале 90-х гг. это было связано с глубоким финансово-экономическим кризисом и падением объемов производства, а в начале 2000-х гг. – с введением в эксплуатацию новых и современных очистных сооружений на предприятиях УПЦ. Как видно из представленных данных, прирост исследуемых видов неоднозначно отреагировал на уменьшение степени загрязнения. Ярче всех среагировал прирост сосны, у которой с 1990 г. наблюдается равномерное и значительное увеличение прироста с пиком всплеска в 2001 г., приходящимся на переход к сенильному периоду. У ели, березы и липы сразу же наблюдается всплеск прироста в начале 1990-х гг., далее он снижается, а у ели в 1999-2001 гг. происходит еще один всплеск при переходе в генеративный период. Прирост лиственницы и дуба практически никак не отреагировал на снижение объемов выбросов.

Следует отметить две характерные особенности: 1) у всех исследованных древесных видов, за исключением ели, корреляционные отношения прироста с объемами промышленных выбросов значительно выше, чем взаимосвязь с климатическими факторами (температурами, осадками и числами Вольфа) и периодами плодоношения; 2) у ели, лиственницы и березы переход из виргинильного в генеративное состояние является точкой смены адаптивной реакции прироста к нефтехимическому загрязнению на противоположную, у остальных видов адаптивная реакция в течение онтогенеза неизменна.

При всей поливариантности адаптивных реакций можно с определенной долей условности сказать, что дендрохронологические характеристики сосны тяготеют к «стрессовым» реакциям, липы – к «нейтральным», дуба – к «умеренно-толерантным», лиственницы, ели и березы – к «толерантным».

## Выводы

1. Углеродное загрязнение стимулирует увеличение радиального прироста стволовой древесины у хвойных видов, причем у ели и лиственницы начиная с генеративного периода, а у сосны на протяжении всего онтогенеза; у лиственных видов наблюдается подавление прироста, причем у березы начиная с генеративного периода, а у дуба и липы на протяжении всего онтогенеза.

2. Стимулирующий эффект неоднозначно сказывается на характере накопления древесины – у ели и лиственницы в условиях загрязнения смещается период максимального накопления древесины с виргинильного на генеративный период, а у сосны напротив с генеративного на вегетативно-генеративный; у лиственных пород смещений не наблюдается.

3. В условиях нефтехимического загрязнения у сосны и дуба сокращается длительность онтогенетических периодов, у ели и липы не изменяется, а у лиственницы и березы, напротив, увеличивается. В данной разнообразии ответных реакций прослеживаются онтогенетические стратегии адаптации древесных видов к экстремальным факторам окружающей среды.

4. Прослеживается влияние загрязнения на характер прироста сосны, лиственницы и липы – в условиях промышленного загрязнения он имеет скачкообразный характер, а в контроле характеризуется плавными изменениями; прирост ели, дуба и березы в районе исследования вне зависимости от условий произрастания носит скачкообразный характер.

5. Периоды снижения объемов выбросов загрязняющих веществ сопровождаются синхронными всплесками прироста у сосны, ели, березы и липы, однако прирост лиственницы и дуба никак не отреагировал на данный фактор.

6. У всех хвойных и лиственных видов в условиях загрязнения повышается чувствительность прироста к действию внешних стрессовых факторов, при этом чувствительность к климатическим сигналам низкая, а корреляционная связь с температурой, осадками и числами Вольфа варьирует в пределах показателей «слабая» и «очень слабая». За исключением ели у всех древесных видов корреляционная связь прироста с техногенным фактором значительно выше, чем

с климатическими факторами. Как в условиях загрязнения, так и в контроле, у всех исследуемых видов прирост сильнее реагирует на жаркие и засушливые годы, чем на прохладные с обильными осадками.

7. Наиболее чувствительным к периодам обильного плодоношения является прирост дуба, прирост хвойных видов очень слабо реагирует на данный фактор, а лиственница вообще не реагирует. У рассматриваемых пород (за исключением сосны) в условиях загрязнения связь между приростом и плодоношением ослабевает по сравнению с контролем.

8. Вспышки инвазий хвое- и листогрызущих насекомых оказывают значительное влияние только на прирост лиственных пород, хвойные виды подвержены влиянию незначительно. Наиболее ярко влияние проявляется в жаркие засушливые годы. В условиях загрязнения чувствительность прироста сосны, лиственницы и дуба к действию этих биотических факторов повышается, а у березы и липы понижается. Ель фактически не реагирует на инвазии.

9. В целом, исследованные древесные виды образуют следующие ряды возрастания:

– по величине годичного прироста – «сосна<ель<лиственница» и «липа<береза<дуб»;

– по чувствительности прироста к климатическим факторам – «лиственница<сосна<ель» и «липа<береза<дуб»;

– по чувствительности прироста к плодоношению – «лиственница<ель<сосна<дуб»;

– по количеству депрессий прироста, возникающих в ответ на загрязнение – «ель<сосна<лиственница» и «липа<дуб<береза»;

– по адаптивной реакции прироста на техногенный фактор – «сосна<лиственница<ель» и «береза<дуб<липа»;

– по тесноте корреляционной связи между техногенным фактором и приростом – «ель<сосна<лиственница» и «береза<дуб<липа».

10. Самым значимым фактором для прироста сосны, лиственницы и липы является промышленное загрязнение, а для прироста ели, дуба и березы – сумма



летних температур. Остальные факторы являются менее значимыми и создают ряды возрастания, не имеющие каких-либо четких закономерностей.

11. Для каждого вида показана относительная независимость адаптивных реакций различных дендрохронологических параметров, проявляющаяся на протяжении исследуемого онтогенетического периода. При этом дендрохронологические характеристики сосны тяготеют к «стрессовым» реакциям на углеводородное загрязнение, липы – к «нейтральным», дуба – к «умеренно-толерантным», лиственницы, ели и березы – к «толерантным». Следует отметить, что в целом реакция прироста на воздействие стрессовых факторов у всех лесообразователей видоспецифична.

### **3.6. Корневые системы**

Количественные данные по корневым системам хвойных древесных видов являются материалами лаборатории лесоведения УИБ УФИЦ РАН, полученными в ходе совместных полевых исследований при подготовке диссертационных материалов Г.А. Зайцева (2000) и Д.В. Скотникова (2007). Эти данные использованы для сравнительной характеристики с материалами собственных исследований по корневым системам лиственных древесных видов и проанализированы в качественно новом ключе – классификация адаптивных реакций корневых фракций на нефтехимическое загрязнение и на содержание металлов в метровом слое почвы.

#### ***Поглощающие корни.***

В условиях загрязнения общая насыщенность почвы поглощающими корнями значительно превышает насыщенность в контроле (рис. 3.6.1-3.6.2, табл. 3.6.1) у лиственницы (193,0 и 133,9 г/м<sup>2</sup> соответственно), ели (34,7 и 16,6 г/м<sup>2</sup> соответственно), липы (435,0 и 298,0 г/м<sup>2</sup> соответственно) и березы (1106,8 и 863,3 г/м<sup>2</sup> соответственно). По степени увеличения корненасыщенности между загрязнением и контролем древесные виды образуют ряд: ель < лиственница < липа < береза. У лиственницы и ели данное увеличение является значительным и достоверным фактически по всему почвенному профилю, а у липы и березы увеличение является значительным и достоверным только в слоях почвенного

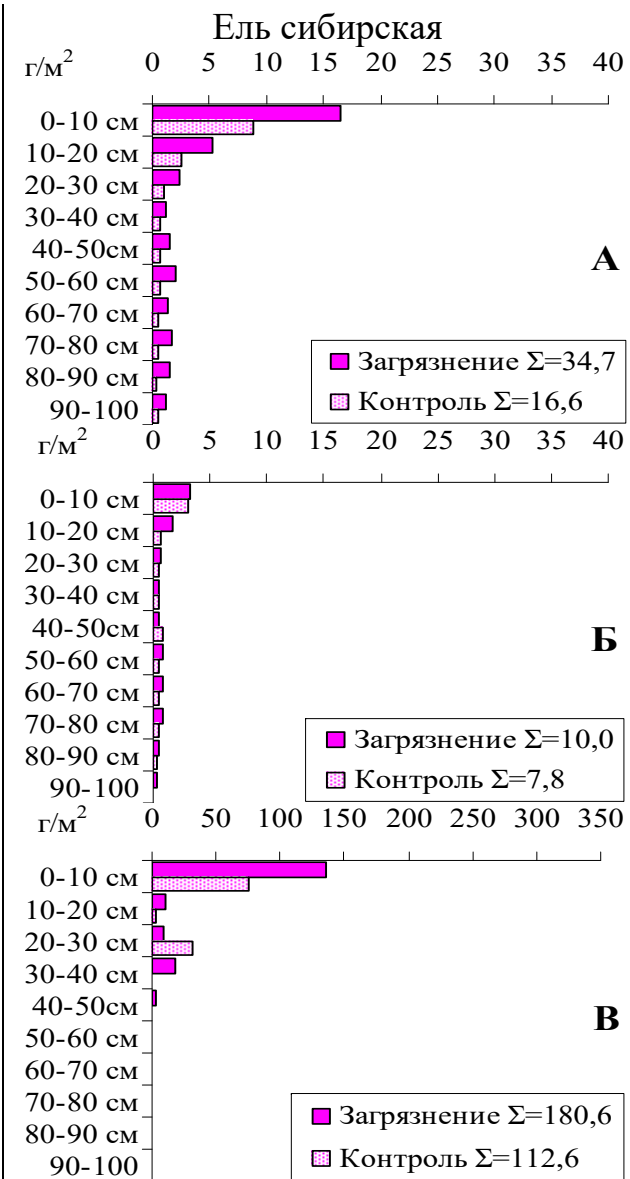
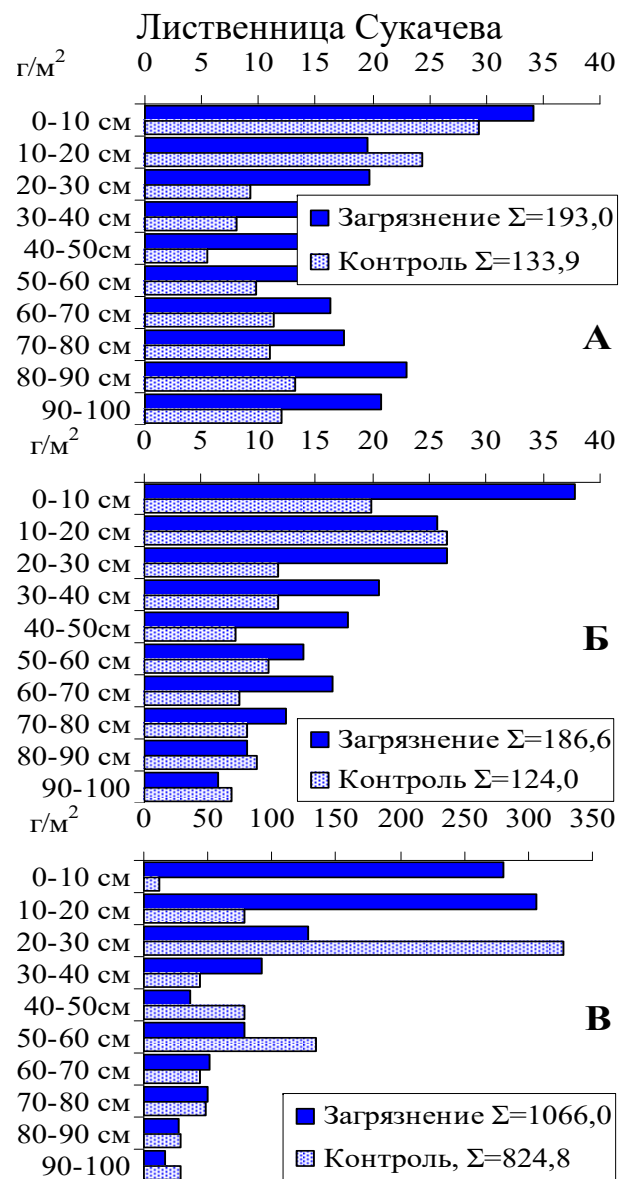
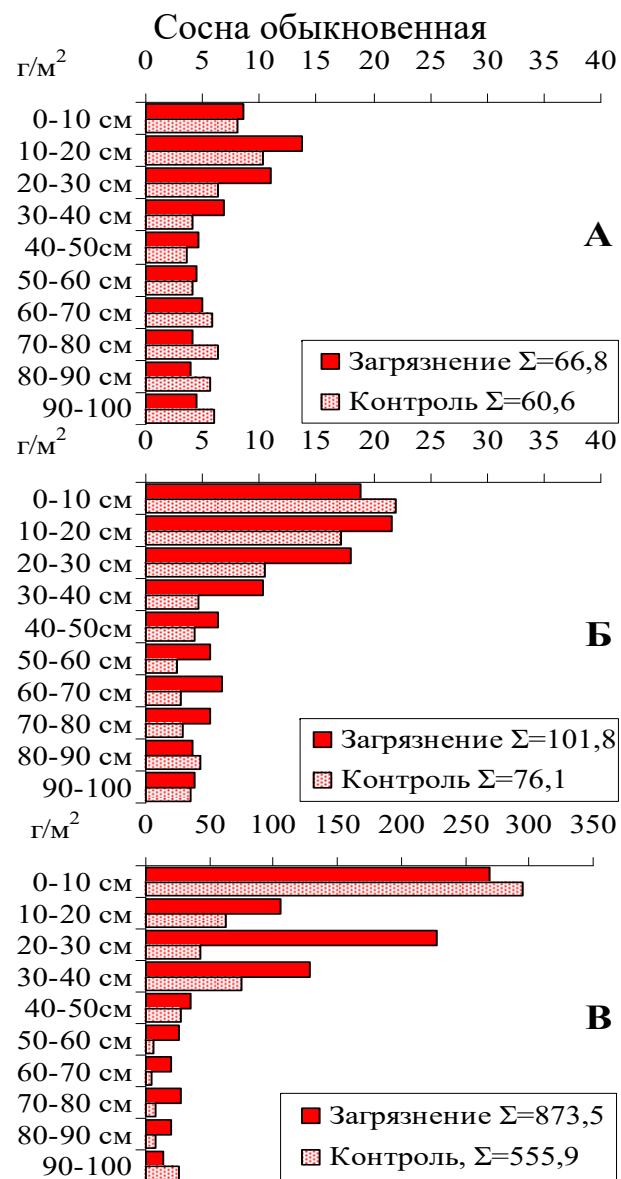


Рисунок 3.6.1. Коренасыщенность почвы (г/м<sup>2</sup>) в древостоях УПЦ. Условные обозначения: А – корни диаметром до 1 мм (поглощающие); Б – корни диаметром 1-3 мм (проводящие или полускелетные); В – корни диаметром более 3 мм (скелетные).

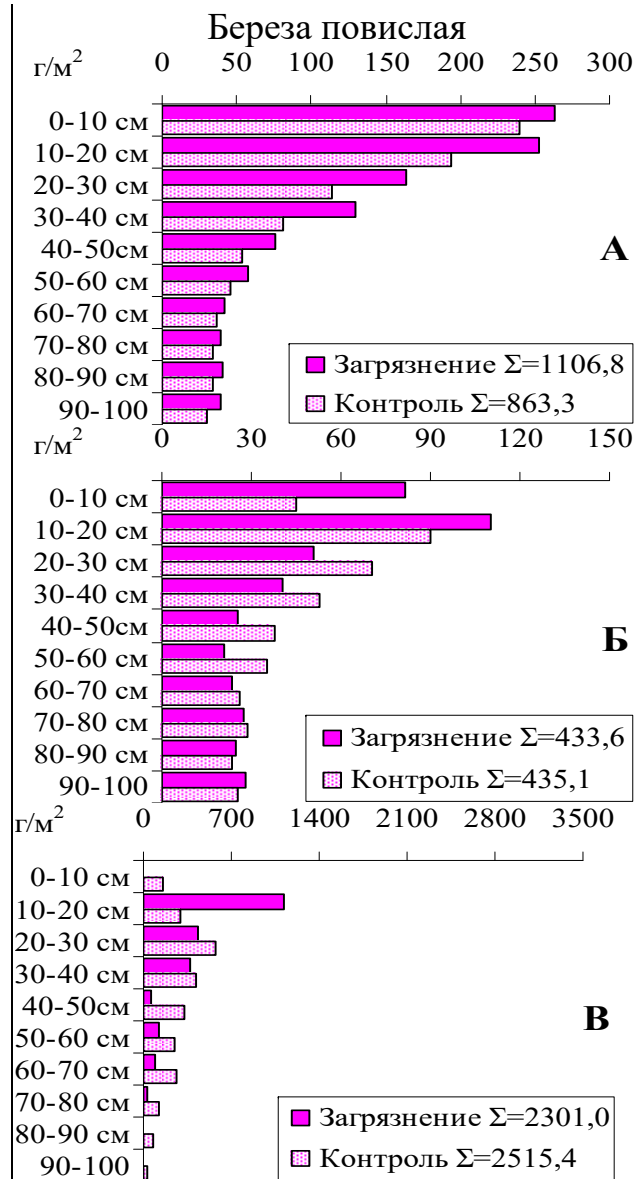
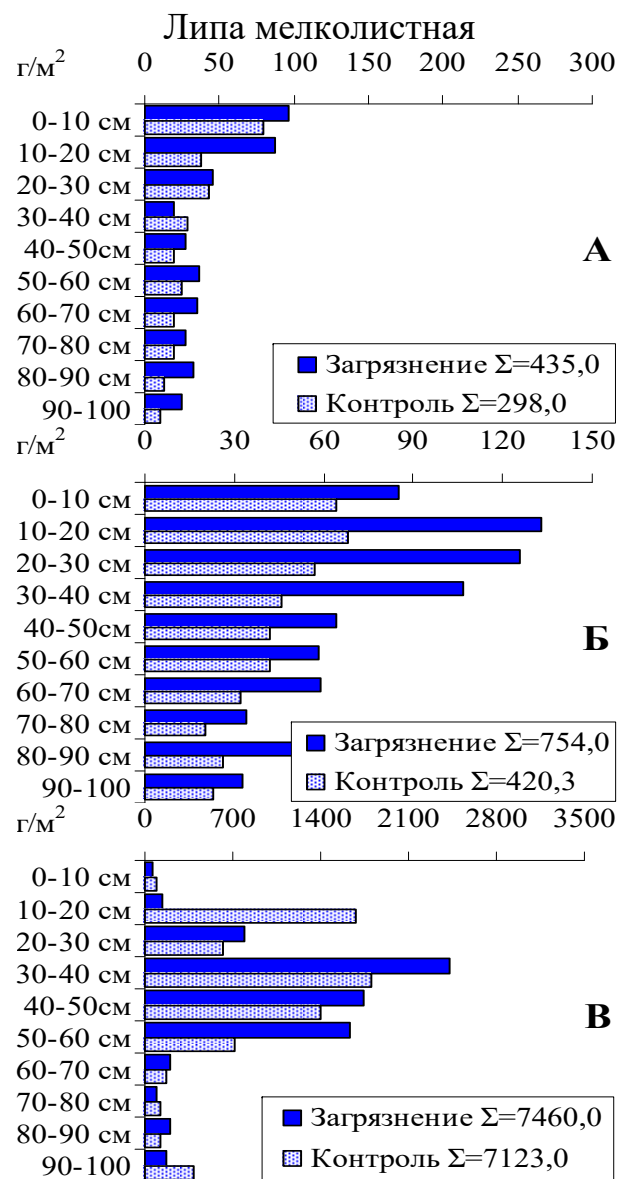
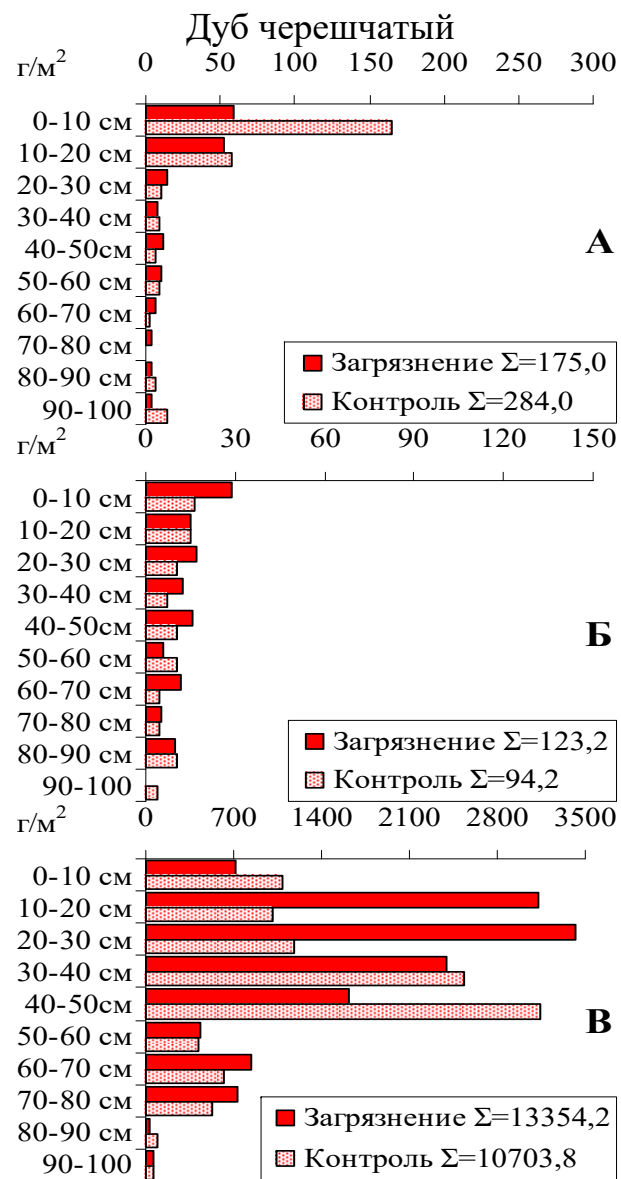


Рисунок 3.6.2. Корненасыщенность почвы (г/м<sup>2</sup>) в древостоях УПЦ. Условные обозначения: А – корни диаметром до 1 мм

(поглощающие); Б – корни диаметром 1-3 мм (проводящие или полускелетные); В – корни диаметром более 3 мм (скелетные).

Таблица 3.6.1. Достоверность различий по критерию Стьюдента между корненасыщенностью почвы в условиях загрязнения и в контроле в условиях УПЦ (жирным шрифтом выделены достоверные различия; p\* – уровень значимости; P\*\* – вероятность справедливости гипотезы).

Глубина слоя почвы	Диаметр корней																	
	< 1 мм			1-3 мм			> 3 мм			< 1 мм			1-3 мм			> 3 мм		
	t <sub>эксп</sub>	p*	P**	t <sub>эксп</sub>	p	P	t <sub>эксп</sub>	p	P	t <sub>эксп</sub>	p	P	t <sub>эксп</sub>	p	P	t <sub>эксп</sub>	p	P
	Сосна									Дуб								
0-10 см	0,27	0,05	0,8	-0,89	0,05	0,42	-0,2	0,05	0,85	<b>-3,64</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	<b>2,92</b>	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>	1,67	0,05	0,12
10-20 см	<b>2,79</b>	<b>0,05</b>	<b>0,05</b>	2,01	0,05	0,11	1,33	0,05	0,25	-0,21	0,05	0,84	0,4	0,05	0,69	<b>3,45</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>
20-30 см	<b>5,32</b>	<b>0,01</b>	<b>0,006</b>	<b>3,96</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	<b>3,85</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	1,23	0,05	0,24	<b>2,46</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>2,77</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>
30-40 см	<b>5,17</b>	<b>0,01</b>	<b>0,007</b>	<b>5,14</b>	<b>0,01</b>	<b>0,007</b>	1,25	0,05	0,28	-0,22	0,05	0,83	<b>2,4</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	2,08	0,05	0,06
40-50 см	1,73	0,05	0,16	2,04	0,05	0,11	0,64	0,05	0,55	2,03	0,05	0,06	<b>2,39</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>2,26</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>
50-60 см	0,78	0,05	0,48	<b>4,54</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	2,38	0,05	0,08	0,21	0,05	0,84	-1,13	0,05	0,28	1,66	0,05	0,12
60-70 см	-1,35	0,05	0,25	<b>5,11</b>	<b>0,01</b>	<b>0,007</b>	<b>3,39</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	1,53	0,05	0,14	1,04	0,05	0,31	1,93	0,05	0,08
70-80 см	<b>-3,93</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	2,76	0,05	0,05	2,2	0,05	0,09	1,19	0,05	0,26	0,32	0,05	0,76	1,59	0,05	0,15
80-90 см	<b>-3,75</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	-0,75	0,05	0,5	2,19	0,05	0,09	-0,34	0,05	0,74	-0,22	0,05	0,83	-0,68	0,05	0,52
90-100 см	<b>-2,98</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>	0,55	0,05	0,61	-1,2	0,05	0,3	-0,82	0,05	0,43	-0,62	0,05	0,55	-0,21	0,05	0,84
	Лиственница									Липа								
0-10 см	1,48	0,05	0,21	<b>5,84</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>	<b>3,14</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	1,0	0,05	0,33	1,62	0,01	0,12	-0,59	0,05	0,57
10-20 см	-2,3	0,05	0,08	-0,32	0,05	0,76	<b>4,33</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	<b>2,73</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	<b>2,96</b>	<b>0,01</b>	<b>0,008</b>	<b>-4,92</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0001</b>
20-30 см	<b>8,95</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0009</b>	<b>6,8</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	-1,05	0,05	0,35	0,22	0,01	0,83	<b>2,62</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	0,5	0,05	0,62
30-40 см	<b>5,85</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>	<b>3,82</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	1,57	0,05	0,19	-1,87	0,01	0,08	<b>3,2</b>	<b>0,01</b>	<b>0,005</b>	<b>2,76</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>
40-50 см	<b>11,18</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0004</b>	<b>6,79</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	-2,13	0,05	0,1	1,48	0,05	0,16	1,82	0,05	0,09	0,37	0,05	0,72
50-60 см	<b>7,93</b>	<b>0,01</b>	<b>0,001</b>	2,63	0,05	0,06	-1,09	0,05	0,34	0,54	0,05	0,6	1,04	0,01	0,31	<b>2,41</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>
60-70 см	<b>4,4</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	<b>5,56</b>	<b>0,01</b>	<b>0,005</b>	0,36	0,05	0,74	1,03	0,01	0,31	1,21	0,05	0,24	0,44	0,05	0,67
70-80 см	<b>6,34</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	<b>3,17</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	0,08	0,05	0,94	0,87	0,05	0,4	1,64	0,05	0,12	-0,39	0,05	0,71
80-90 см	<b>6,37</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	-0,65	0,05	0,55	-0,12	0,05	0,91	<b>2,47</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>2,86</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	0,88	0,05	0,4
90-100 см	<b>7,73</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	-1,18	0,05	0,3	-1,01	0,05	0,37	<b>3,86</b>	<b>0,01</b>	<b>0,003</b>	1,05	0,05	0,32	-1,03	0,05	0,34

Окончание таблицы 3.6.1.

Глубина слоя почвы	Диаметр корней																	
	< 1 мм			1-3 мм			> 3 мм			< 1 мм			1-3 мм			> 3 мм		
	t <sub>эксп</sub>	p*	P**	t <sub>эксп</sub>	p	P	t <sub>эксп</sub>	p	P	t <sub>эксп</sub>	p	P	t <sub>эксп</sub>	p	P	t <sub>эксп</sub>	p	P
	Ель									Береза								
0-10 см	<b>3,3</b>	<b>0,01</b>	<b>0,004</b>	0,29	0,01	0,78	<b>2,42</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	0,77	0,05	0,48	<b>3,69</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	-1,7	0,05	0,16
10-20 см	<b>5,15</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0001</b>	<b>2,86</b>	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>	1,46	0,01	0,16	<b>3,16</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	2,31	0,05	0,08	2,44	0,05	0,07
20-30 см	<b>2,7</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	0,97	0,05	0,35	-0,31	0,05	0,76	<b>4,65</b>	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>	<b>-3,27</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	-1,76	0,05	0,15
30-40 см	1,83	0,05	0,08	-0,09	0,05	0,93	0,93	0,05	0,38	<b>7,59</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	-1,62	0,05	0,18	-0,37	0,05	0,73
40-50 см	<b>2,9</b>	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>	-1,26	0,01	0,22	1,41	0,05	0,2	1,93	0,05	0,13	<b>-3,2</b>	<b>0,05</b>	<b>0,03</b>	<b>-4,35</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>
50-60 см	<b>2,7</b>	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>	0,87	0,05	0,4	1,16	0,05	0,28	1,33	0,05	0,26	-2,48	0,05	0,07	-1,47	0,05	0,21
60-70 см	<b>2,79</b>	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>	0,74	0,05	0,47	<b>2,77</b>	<b>0,05</b>	<b>0,02</b>	1,68	0,05	0,17	-0,46	0,05	0,67	-2,09	0,05	0,1
70-80 см	<b>3,58</b>	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>	0,87	0,05	0,4	0,68	0,05	0,55	1,83	0,05	0,14	-0,28	0,05	0,79	-2,3	0,05	0,08
80-90 см	<b>4,81</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0001</b>	0,82	0,05	0,42	-0,84	0,05	0,55	1,21	0,05	0,29	0,59	0,05	0,59	-1,92	0,05	0,13
90-100 см	<b>4,38</b>	<b>0,001</b>	<b>0,0004</b>	1,32	0,05	0,21				1,77	0,05	0,15	0,98	0,05	0,38	<b>-2,79</b>	<b>0,05</b>	<b>0,05</b>

профиля 10-20 и 10-40 см соответственно. Распределение массы корней по почвенному профилю показывает, что у ели и липы для обеих зон характерной особенностью является резкое снижение корненасыщенности до глубины 30 см, далее по мере углубления этот показатель слабо изменяется и остается фактически на одном уровне. У березы для обеих зон характерной особенностью является постепенное, но значительное снижение корненасыщенности по мере углубления. У лиственницы для обеих зон характерной особенностью является резкое снижение корненасыщенности до глубины 30-50 см и далее постепенное, но значительное увеличение по мере углубления.

У сосны в условиях загрязнения общая насыщенность почвы поглощающими корнями незначительно превышает насыщенность в контроле (66,8 и 60,6 г/м<sup>2</sup> соответственно). При этом распределение корней по почвенному профилю не равномерное: до глубины 60 см корненасыщенность в условиях загрязнения превышает контрольные значения (наиболее значительное и достоверное превышение в слоях почвы 10-40 см), а с 60 до 100 см, напротив, корненасыщенность в контроле выше (наиболее значительное и достоверное превышение в слоях почвы 70-100 см).

У дуба в условиях загрязнения общая насыщенность почвы поглощающими корнями значительно меньше, чем насыщенность в контроле (175,0 и 284,0 г/м<sup>2</sup> соответственно). Уменьшение является значительным и достоверным только в слое почвенного профиля 0-10 см. Для обеих зон характерной особенностью является резкое снижение корненасыщенности до глубины 30 см, далее по мере углубления этот показатель слабо изменяется и остается фактически на одном уровне.

При рассмотрении фракционного состава (табл. 3.6.2) в условиях загрязнения наблюдается перераспределение корневой массы относительно контроля в сторону увеличения доли поглощающих корней из общей корневой массы у лиственницы (на 1,0%), ели (на 3,3%), липы (на 1,2%) и березы (на 6,2%), но уменьшения доли поглощающих корней у сосны (на 2,3%) и дуба (на 1,3%).

Таблица 3.6.2. Фракционный состав (%) корневых систем древесных лесообразователей в условиях УПЦ.

Глубина слоя почвы	Фракции корней, мм																	
	промзона			контроль			промзона			контроль			промзона			контроль		
	< 1	1-3	> 3	< 1	1-3	> 3	< 1	1-3	> 3	< 1	1-3	> 3	< 1	1-3	> 3	< 1	1-3	> 3
	Сосна						Лиственница						Ель					
0-10 см	2,9	6,4	90,7	2,5	6,7	90,7	9,7	10,7	79,6	47,8	32,4	19,9	10,6	2,1	87,3	10,2	3,6	86,2
10-20 см	9,7	15,4	74,8	11,4	18,9	69,7	5,5	7,3	87,1	18,8	20,5	60,6	29,1	9,1	61,8	43,5	12,4	44,1
20-30 см	4,3	7,0	88,7	10,7	17,3	72,0	11,2	15,2	73,6	2,7	3,4	93,9	19,0	5,9	75,1	3,1	1,5	95,4
30-40 см	4,7	7,1	88,2	4,9	5,6	89,6	10,8	16,4	72,8	12,7	18,4	68,9	6,1	2,4	91,4	41,7	24,7	33,7
40-50 см	9,8	13,5	76,6	10,5	12,2	77,3	20,3	26,6	53,1	6,0	8,8	85,2	33,2	11,1	55,7	28,2	33,0	38,8
50-60 см	12,3	15,7	72,0	30,2	19,8	50,0	14,1	13,0	72,9	6,2	7,0	86,7	43,7	17,0	39,3	38,1	28,5	33,4
60-70 см	15,5	21,0	63,5	46,0	24,1	29,9	19,6	19,7	60,8	18,0	13,2	68,8	40,4	27,6	31,9	39,8	38,9	21,3
70-80 см	11,2	15,3	73,5	36,1	18,5	45,5	21,7	15,5	62,8	16,1	13,3	70,6	46,8	22,8	30,3	42,5	42,5	15,1
80-90 см	14,1	14,5	71,4	31,4	26,4	42,2	38,9	15,2	45,9	25,6	19,0	55,4	71,6	23,8	4,6	32,6	38,1	29,3
90-100 см	20,1	19,0	60,9	16,8	10,9	72,2	47,4	14,7	38,0	24,6	15,7	59,7	79,4	19,2	1,4	56,7	30,5	12,8
Σ	6,4	9,8	83,8	8,7	11,0	80,3	13,4	12,9	73,7	12,4	11,4	76,2	15,4	4,4	80,2	12,1	5,7	82,2
	Дуб						Липа						Береза					
0-10 см	7,3	3,6	89,1	13,0	1,3	85,7	39,3	34,4	26,3	34,8	27,8	37,4	74,1	22,9	3,0	55,1	10,3	34,6
10-20 см	1,6	0,5	97,9	5,4	1,4	93,2	24,9	37,6	37,6	2,1	3,8	94,1	17,1	7,4	75,5	33,3	15,5	51,2
20-30 см	0,4	0,5	99,1	0,9	0,9	98,2	4,7	13,1	82,2	5,9	7,8	86,3	25,0	7,8	67,3	15,0	9,3	75,7
30-40 см	0,3	0,5	99,1	0,4	0,3	99,4	0,7	4,2	95,1	1,5	2,4	96,0	23,7	7,4	68,9	14,5	9,5	76,0
40-50 см	0,7	1,0	98,3	0,2	0,3	99,4	1,5	3,5	95,0	1,4	2,9	95,8	45,1	15,0	39,9	12,9	9,1	78,1
50-60 см	2,4	1,3	96,3	2,1	2,4	95,5	2,1	3,4	94,5	3,2	5,4	91,4	28,2	10,2	61,6	13,9	10,8	75,3
60-70 см	0,8	1,4	97,8	0,3	0,7	99,0	11,6	19,5	68,9	9,1	14,5	76,4	25,4	14,1	60,5	11,1	7,9	81,0
70-80 см	0,5	0,7	98,8	0,3	0,9	98,8	18,5	22,5	58,9	11,6	12,2	76,2	42,9	30,6	26,5	18,8	16,0	65,2
80-90 см	11,3	24,7	63,9	5,5	9,4	85,1	11,5	19,2	69,3	8,0	16,1	75,9	46,2	28,4	25,4	26,0	17,7	56,3
90-100 см	6,5	1,3	92,2	17,3	4,8	77,9	10,6	14,0	75,4	2,6	5,4	92,1	49,5	35,0	15,5	33,6	27,5	39,0
Σ	1,3	0,9	97,8	2,6	0,9	96,6	5,0	8,7	86,3	3,8	5,4	90,8	28,8	11,3	59,9	22,6	11,4	66,0

### ***Проводящие корни.***

Общая насыщенность почвы проводящими корнями в условиях загрязнения значительно превышает насыщенность в контроле (рис. 3.6.1-3.6.2, табл. 3.6.1) у сосны (101,8 и 76,1 г/м<sup>2</sup> соответственно), лиственницы (186,6 и 124,0 г/м<sup>2</sup> соответственно), дуба (123,2 и 94,2 г/м<sup>2</sup> соответственно) и липы (754,0 и 420,3 г/м<sup>2</sup> соответственно). По степени увеличения корненасыщенности между загрязнением и контролем древесные виды образуют ряд: сосна < дуб < лиственница < липа. У лиственницы данное увеличение является значительным и достоверным фактически по всему почвенному профилю (до глубины 80 см), у дуба и липы увеличение является значительным и достоверным только в верхних слоях почвенного профиля до глубины 50 и 40 см соответственно, а у сосны увеличение является значительным и достоверным только в слое почвы 20-70 см. У сосны и лиственницы для обеих зон характерно одинаковое распределение корней по почвенному профилю: наибольшая масса корней отмечается в слоях 0-30 см и далее по мере углубления идет равномерный, но значительный спад. У липы для обеих зон характерной особенностью является повышение корненасыщенности до глубины 20 см, далее по мере углубления этот показатель постепенно уменьшается. У дуба в зоне сильного загрязнения наблюдается резкое снижение корненасыщенности до глубины 20 см, далее по мере углубления этот показатель постепенно уменьшается, а в контроле наблюдается постоянное постепенное уменьшение корненасыщенности по мере углубления.

У ели общая насыщенность почвы проводящими корнями в условиях загрязнения незначительно превышает насыщенность в контроле (10,0 и 7,8 г/м<sup>2</sup> соответственно). Данная тенденция достоверно прослеживается почти по всему почвенному профилю (до глубины 80 см). Для обеих зон характерной особенностью является резкое снижение корненасыщенности до глубины 20 см, далее по мере углубления этот показатель слабо изменяется и остается фактически на одном уровне.



У березы общая насыщенность почвы проводящими корнями в условиях загрязнения и в контроле фактически не различается (433,6 и 435,1 г/м<sup>2</sup> соответственно). Однако, в верхних слоях почвенного профиля 0-20 см наблюдается увеличение корненасыщенности в условиях загрязнения относительно контроля (значительное и достоверное превышение в слое 0-10 см), на глубине 20-60 см напротив снижается (значительное и достоверное снижение в слое 20-30 см), далее различия между зонами исчезают. Для обеих зон характерной особенностью является повышение корненасыщенности до глубины 20 см, далее по мере углубления этот показатель постепенно уменьшается.

При рассмотрении фракционного состава (табл. 3.6.2) в условиях загрязнения наблюдается перераспределение корневой массы относительно контроля в сторону увеличения доли проводящих корней из общей корневой массы у лиственницы (на 1,5%) и липы (на 3,3%), но уменьшения доли проводящих корней у сосны (на 1,2%) и ели (на 1,3%). У дуба и березы фракция проводящих корней остается неизменной (на уровне 0,9% и 11,3-11,4% соответственно).

#### ***Скелетные корни.***

Для скелетных корней характерно значительное увеличение общей корненасыщенности в условиях загрязнения относительно контроля (рис. 3.6.1-3.6.2, табл. 3.6.1) у сосны (873,5 и 555,9 г/м<sup>2</sup> соответственно), лиственницы (1066,0 и 824,8 г/м<sup>2</sup> соответственно), дуба (13354,2 и 10703,8 г/м<sup>2</sup> соответственно) и липы (7460,0 и 7123,0 г/м<sup>2</sup> соответственно). По степени увеличения корненасыщенности между загрязнением и контролем древесные виды образуют ряд: лиственница < сосна < липа < дуб. У липы данное увеличение является наиболее значительным и достоверным в средних слоях почвы 30-60 см, у остальных видов – в поверхностных слоях почвенного профиля: у лиственницы в слое почвы 0-20 см, у дуба в слое почвы 10-30 см, и у сосны в слое почвы 20-30 см. У сосны и лиственницы наибольшая масса корней в обеих зонах сосредоточена в поверхностных слоях почвенного профиля (от 0 до 30 см), далее по мере углубления идет значительный спад. У

дуба в условиях загрязнения наблюдается резкое возрастание корневой массы до глубины 20-30 см и столь же резкое снижение по мере углубления, а в контроле резкое возрастание наблюдается до глубины 40-50 см и далее по мере углубления столь же резкий спад. У липы для обеих зон характерно резкое возрастание корневой массы до глубины 30-40 см и столь же резкое снижение по мере углубления.

У ели для скелетных корней характерно незначительное увеличение общей корненаасыщенности в условиях загрязнения относительно контроля (180,6 и 112,6 г/м<sup>2</sup> соответственно). Наиболее достоверное превышение отмечается в слое почвы 0-10 см. Наибольшая масса корней, как в условиях загрязнения, так и в контроле, сосредоточена в слое 0-10 см, далее сразу идет резкий спад и на глубине 70 см данная фракция почти исчезает.

У березы для скелетных корней характерно значительное снижение общей корненаасыщенности в условиях загрязнения относительно контроля (2301,0 и 2515,4 г/м<sup>2</sup> соответственно). Данная тенденция прослеживается по всему почвенному профилю, за исключением слоя 20-30 см, где наблюдается значительное, но недостоверное превышение корненаасыщенности в условиях загрязнения. Для обеих зон характерно резкое возрастание корневой массы в верхних слоях почвенного профиля (в условиях загрязнения до глубины 10-20 см, а в контроле до глубины 20-30 см) и столь же резкое снижение по мере углубления.

В целом среди хвойных древесных видов наибольшей корневой массой характеризуется лиственница, ель характеризуется наименьшей массой, сосна занимает промежуточное положение. Среди лиственных древесных видов наибольшей корневой массой характеризуется дуб, береза характеризуется наименьшей массой, липа занимает промежуточное положение. Корневая масса лиственных лесообразователей значительно превосходит корневую массу хвойных лесообразователей. Количественное изменение массы фракций в условиях промышленного загрязнения относительно контроля у лиственных древесных видов всегда значительно больше, чем у хвойных видов.

При рассмотрении фракционного состава (табл. 3.6.2) в условиях загрязнения наблюдается перераспределение корневой массы относительно контроля в сторону увеличения доли скелетных корней из общей корневой массы у сосны (на 3,5%) и дуба (на 1,2%), но уменьшения доли скелетных корней у лиственницы (на 2,5%), ели (на 2,0%), липы (на 4,5%) и березы (на 6,1%).

Корненасыщенность почвы в древостоях изученных пород проанализирована во взаимосвязи с содержанием в почвенном профиле тяжелых металлов – Cu, Fe, Zn, Cd и Pb (рис. 3.6.3). Как отмечалось в главе 3.4. в почвах района исследований содержание Cu, Cd, Zn, Pb не превышает ПДК, однако выявлено превышение ПДК по Fe. В условиях загрязнения наблюдается уменьшение содержания в почвах Cu, Fe, Zn относительно контроля и значительное увеличение концентрации Cd и Pb. В промзоне максимальная аккумуляция Cu наблюдается в слое почвы 20-30 см – 10,58 мг/кг, Fe 20-30 см – 19118 мг/кг, Zn 0-10 см – 48,14 мг/кг, Cd 0-10 см – 0,48 мг/кг, Pb 10-20 см – 22,58 мг/кг. В контроле уровень максимальной аккумуляции ТМ отмечается значительно глубже: Cu в слое почвы 50-60 см – 16,58 мг/кг, Fe 40-50 см – 45860 мг/кг, Zn 50-60 см – 68,52 мг/кг. Только Cd и Pb в контроле фактически равномерно распределены по всему почвенному профилю. Следовательно, для всех изученных ТМ в условиях загрязнения характерно «поднятие» максимальных концентраций в верхние слои почвы (0-30 см) относительно контроля (40-60 см), что свидетельствует об их техногенном привнесении.

Как видно из таблицы 3.6.3 «сильные» корреляционные связи между концентрацией металла в почве и корненасыщенностью фракции встречаются довольно редко, причем выявить определенную строгую тенденцию для всех древесных видов невозможно. Единственная закономерность – у сосны и березы «сильные» связи обнаруживаются только во фракции поглощающих корней для металлов Zn, Cd, Pb. Одну треть оставшихся корреляционных отношений составляют «средние» силы связи, а две трети занимают «слабые» и

«очень слабые» силы связи. В целом, по совокупности корреляционных отношений можно отнести сосну и березу к категории древесных видов, корневые системы которых характеризуются наличием «сильных» корреляционных связей с содержанием металлов в почве, а лиственницу, ель, дуб и липу – к категории древесных видов, корневые системы которых характеризуются наличием «средних» корреляционных связей с содержанием металлов в почве.

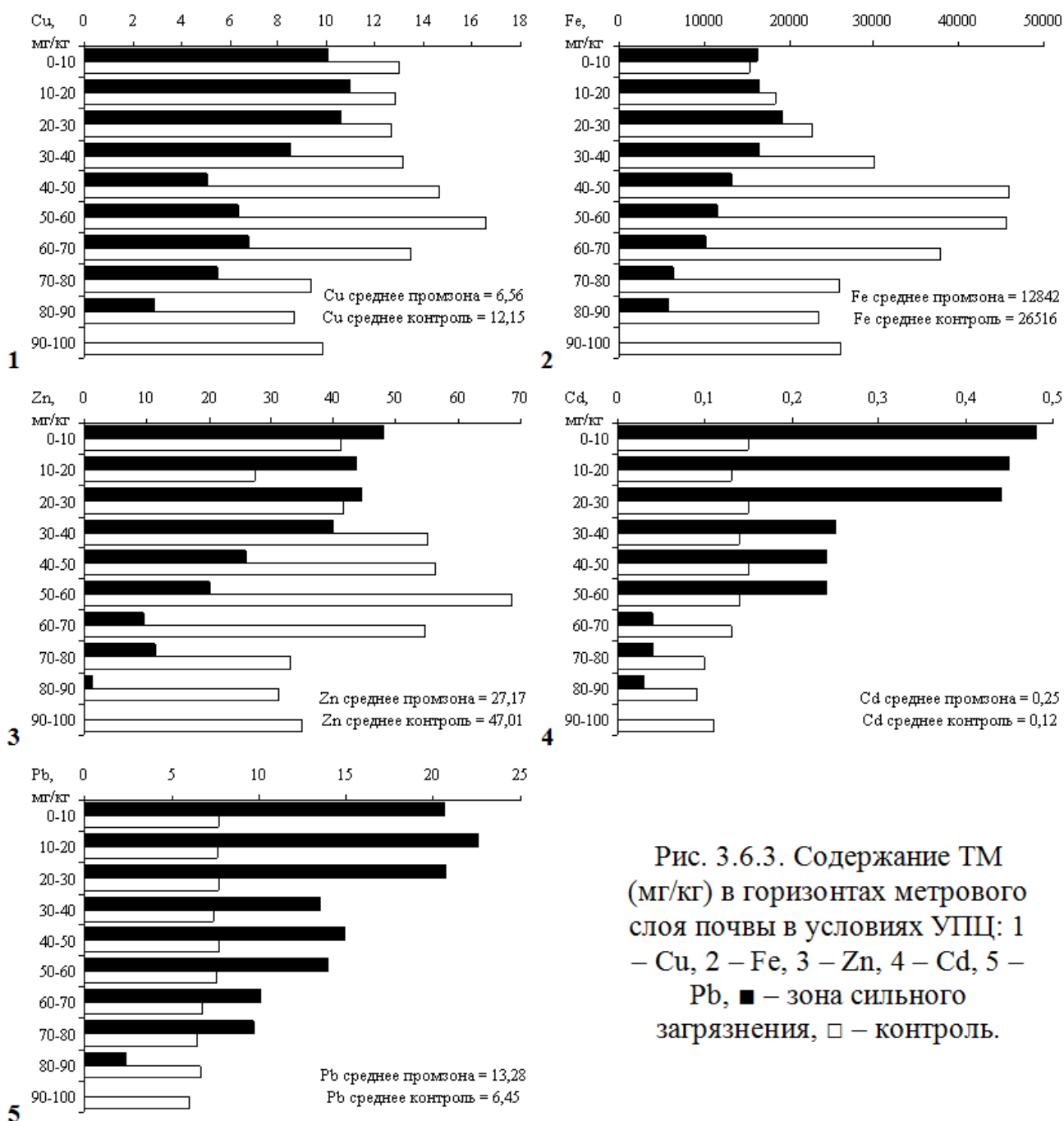


Рис. 3.6.3. Содержание ТМ (мг/кг) в горизонтах метрового слоя почвы в условиях УПЦ: 1 – Cu, 2 – Fe, 3 – Zn, 4 – Cd, 5 – Pb, ■ – зона сильного загрязнения, □ – контроль.

Таблица 3.6.3. Корреляция между изменением концентраций ТМ в почве и изменением массы фракций корневых систем в градиенте «контроль→загрязнение» в условиях УПЦ (жирным шрифтом выделены «сильные» связи, жирным курсивом – «средние», обычный шрифт показывает «слабые» и «очень слабые» связи).

Фракция	Cu	Fe	Zn	Cd	Pb	Cu	Fe	Zn	Cd	Pb
	Сосна					Дуб				
< 1 мм	0,47	<b>0,53</b>	<b>0,64</b>	<b>0,80</b>	<b>0,77</b>	-0,30	<b>-0,53</b>	-0,45	-0,47	-0,31
1-3 мм	0,23	0,05	0,13	0,20	0,36	0,48	0,48	0,42	0,43	<b>0,51</b>
> 3 мм	0,45	0,36	0,36	0,39	0,41	<b>0,65</b>	<b>0,60</b>	<b>0,57</b>	0,45	0,43
	Лиственница					Липа				
< 1 мм	-0,37	-0,35	-0,46	-0,45	<b>-0,53</b>	0,22	0,27	0,30	0,24	0,20
1-3 мм	0,33	0,37	0,34	<b>0,53</b>	<b>0,58</b>	<b>0,66</b>	<b>0,62</b>	<b>0,65</b>	<b>0,60</b>	<b>0,58</b>
> 3 мм	0,37	0,48	0,49	0,37	0,31	<b>-0,50</b>	<b>-0,51</b>	<b>-0,60</b>	-0,27	-0,25
	Ель					Береза				
< 1 мм	0,43	<b>0,62</b>	<b>0,56</b>	<b>0,61</b>	0,49	<b>0,59</b>	<b>0,66</b>	<b>0,77</b>	<b>0,79</b>	<b>0,73</b>
1-3 мм	0,49	0,41	0,39	0,30	0,37	0,40	<b>0,56</b>	<b>0,51</b>	0,33	0,21
> 3 мм	0,21	0,39	0,33	0,36	0,27	0,44	0,46	<b>0,56</b>	0,39	0,34

Множественный регрессионный анализ (табл. 3.6.4) также указывает на отсутствие значимого влияния тяжелых металлов на корненасыщенность почвы у исследуемых древесных видов. Несмотря на значительную тесноту связи между фракциями корней и суммарным действием всех тяжелых металлов ( $R$  варьирует в основном в пределах 0,62-0,84 – связь «сильная» и «очень сильная») достоверность этого влияния по критерию Фишера очень низкая и не превышает 1,97 ( $F$  варьирует в пределах 0,15-1,97 при  $df=5,4$ ). Коэффициент детерминации указывает, что не более 71% вариаций изменений в корненасыщенности фракций объясняется суммарным действием всех тяжелых металлов, при этом следует учитывать, что основная масса вариаций располагается в диапазоне 39-57% ( $R^2$  варьирует в основном в пределах 0,39-0,57). Рассмотрение индивидуального влияния каждого металла на корненасыщенность фракций каждого древесного вида в отдельности показывает, что, несмотря на наличие довольно высоких регрессионных коэффициентов  $B_{\text{ета}}$ , стандартные ошибки этих коэффициентов

Таблица 3.6.4. Множественный регрессионный анализ факторов (тяжелые металлы), влияющих на корневые системы древесных видов в УПЦ.

Факторы	Beta	Ст. ош. Beta	B	Ст. ош. B	t	p	Beta	Ст. ош. Beta	B	Ст. ош. B	t	p	Beta	Ст. ош. Beta	B	Ст. ош. B	t	p
Сосна																		
	< 1 мм: R=0,82; R <sup>2</sup> =0,68; F(df=5,4)=1,69; p<0,32 Станд. ошибка оценки: 1,99						1-3 мм: R=0,62; R <sup>2</sup> =0,38; F(df=5,4)=0,49; p<0,78 Станд. ошибка оценки: 3,69						> 3 мм: R=0,65; R <sup>2</sup> =0,42; F(df=5,4)=0,58; p<0,72 Станд. ошибка оценки: 66,48					
Cu	0,81	1,50	0,59	1,09	0,54	0,62	1,88	2,09	1,82	2,02	0,90	0,42	2,49	2,01	45,00	36,39	1,24	0,28
Fe	-1,23	1,97	-0,0002	0,0004	-0,62	0,57	-2,37	2,74	-0,0006	0,0007	-0,86	0,44	-2,48	2,64	-0,01	0,01	-0,94	0,40
Zn	0,22	1,05	0,02	0,11	0,21	0,84	0,18	1,46	0,03	0,20	0,13	0,91	-0,31	1,41	-0,82	3,68	-0,22	0,83
Cd	1,54	1,81	20,92	24,52	0,85	0,44	1,12	2,52	20,14	45,56	0,44	0,68	2,47	2,43	834,80	820,50	1,02	0,37
Pb	-0,56	1,48	-0,19	0,49	-0,38	0,72	-0,50	2,06	-0,22	0,92	-0,24	0,82	-1,63	1,99	-13,59	16,52	-0,82	0,46
Лиственница																		
	< 1 мм: R=0,62; R <sup>2</sup> =0,39; F(df=5,4)=0,51; p<0,76 Станд. ошибка оценки: 5,05						1-3 мм: R=0,72; R <sup>2</sup> =0,52; F(df=5,4)=0,86; p<0,57 Станд. ошибка оценки: 6,99						> 3 мм: R=0,66; R <sup>2</sup> =0,43; F(df=5,4)=0,6; p<0,71 Станд. ошибка оценки: 153,5					
Cu	0,91	2,07	1,22	2,77	0,44	0,68	-1,25	1,84	-2,61	3,83	-0,68	0,53	-2,27	2,00	-95,74	84,04	-1,14	0,32
Fe	-0,66	2,72	-0,0002	0,0009	-0,24	0,82	2,51	2,41	0,001	0,001	1,04	0,36	2,84	2,62	0,03	0,03	1,08	0,34
Zn	-0,82	1,45	-0,16	0,28	-0,57	0,60	-1,27	1,28	-0,38	0,39	-0,99	0,38	0,42	1,40	2,54	8,50	0,30	0,78
Cd	1,57	2,50	39,25	62,38	0,63	0,56	-1,23	2,22	-47,83	86,25	-0,55	0,61	-2,48	2,41	-1945,31	1894,64	-1,03	0,36
Pb	-1,54	2,05	-0,95	1,26	-0,75	0,49	1,87	1,81	1,79	1,74	1,03	0,36	1,95	1,97	37,62	38,15	0,99	0,38
Ель																		
	< 1 мм: R=0,81; R <sup>2</sup> =0,66; F(df=5,4)=1,57; p<0,34 Станд. ошибка оценки: 1,84						1-3 мм: R=0,53; R <sup>2</sup> =0,29; F(df=5,4)=0,32; p<0,88 Станд. ошибка оценки: 0,39						> 3 мм: R=0,68; R <sup>2</sup> =0,46; F(df=5,4)=0,69; p<0,69 Станд. ошибка оценки: 25,52					
Cu	-2,15	1,53	-1,41	1,01	-1,40	0,23	-0,08	2,23	-0,01	0,21	-0,04	0,97	-2,69	1,94	-17,90	12,88	-1,39	0,24
Fe	3,45	2,02	0,0006	0,0003	1,71	0,16	0,80	2,94	0,00002	0,00007	0,27	0,80	3,86	2,55	0,006	0,004	1,52	0,20
Zn	-0,79	1,07	-0,08	0,10	-0,74	0,50	-0,16	1,56	-0,002	0,02	-0,11	0,92	-0,60	1,36	-0,57	1,30	-0,44	0,68
Cd	-1,49	1,86	-18,24	22,68	-0,80	0,47	-0,99	2,70	-1,77	4,82	-0,37	0,73	-2,30	2,34	-285,15	290,30	-0,98	0,38
Pb	1,65	1,52	0,50	0,46	1,09	0,34	0,97	2,21	0,04	0,10	0,44	0,68	2,11	1,91	6,45	5,85	1,10	0,33

Окончание таблицы 3.6.4.

Дуб																		
< 1 мм: R=0,83; R <sup>2</sup> =0,68; F(df=5,4)=1,73; p<0,31 Станд. ошибка оценки: 28,61						1-3 мм: R=0,74; R <sup>2</sup> =0,54; F(df=5,4)=0,95; p<0,53 Станд. ошибка оценки: 5,4						> 3 мм: R=0,67; R <sup>2</sup> =0,44; F(df=5,4)=0,63; p<0,69 Станд. ошибка оценки: 1258,9						
Cu	2,80	1,49	29,56	15,66	1,89	0,13	-1,70	1,79	-2,81	2,96	-0,95	0,40	1,24	1,97	432,30	689,24	0,63	0,56
Fe	-4,27	1,95	-0,01	0,01	-2,19	0,09	3,22	2,35	0,001	0,001	1,37	0,24	-0,75	2,60	-0,07	0,23	-0,29	0,79
Zn	0,85	1,04	1,29	1,58	0,82	0,46	-0,93	1,25	-0,22	0,30	-0,74	0,50	-0,08	1,38	-3,99	69,68	-0,06	0,96
Cd	2,06	1,80	405,35	353,13	1,15	0,31	-2,45	2,16	-75,55	66,69	-1,13	0,32	0,85	2,39	5558,95	15538,64	0,36	0,74
Pb	-1,94	1,47	-9,38	7,11	-1,32	0,26	2,51	1,77	1,91	1,34	1,42	0,23	-0,59	1,95	-94,14	312,86	-0,30	0,78
Липа																		
< 1 мм: R=0,39; R <sup>2</sup> =0,15; F(df=5,4)=0,15; p<0,97 Станд. ошибка оценки: 21,2						1-3 мм: R=0,76; R <sup>2</sup> =0,57; F(df=5,4)=1,06; p<0,49 Станд. ошибка оценки: 22,22						> 3 мм: R=0,77; R <sup>2</sup> =0,59; F(df=5,4)=1,17; p<0,45 Станд. ошибка оценки: 620,78						
Cu	-0,45	2,43	-2,15	11,61	-0,19	0,86	1,74	1,73	12,21	12,17	1,00	0,37	0,93	1,68	187,75	339,86	0,55	0,61
Fe	-0,01	3,20	-0,00002	0,00384	-0,004	1,00	-1,75	2,28	-0,003	0,004	-0,77	0,49	-0,40	2,22	-0,02	0,11	-0,18	0,87
Zn	0,99	1,70	0,68	1,17	0,58	0,59	0,20	1,21	0,20	1,23	0,17	0,88	-1,90	1,18	-55,47	34,36	-1,61	0,18
Cd	-0,51	2,94	-45,79	261,68	-0,17	0,87	1,71	2,09	224,02	274,27	0,82	0,46	1,84	2,04	6901,69	7662,12	0,90	0,42
Pb	0,24	2,40	0,54	5,27	0,10	0,92	-1,13	1,71	-3,63	5,52	-0,66	0,55	-0,88	1,67	-81,74	154,27	-0,53	0,62
Береза																		
< 1 мм: R=0,84; R <sup>2</sup> =0,71; F(df=5,4)=1,97; p<0,27 Станд. ошибка оценки: 16,82						1-3 мм: R=0,76; R <sup>2</sup> =0,57; F(df=5,4)=1,07; p<0,49 Станд. ошибка оценки: 16,89						> 3 мм: R=0,62; R <sup>2</sup> =0,39; F(df=5,4)=0,51; p<0,76 Станд. ошибка оценки: 355,9						
Cu	0,64	1,42	4,18	9,21	0,45	0,67	-2,58	1,73	-13,79	9,25	-1,49	0,21	0,26	2,07	24,32	194,84	0,12	0,91
Fe	-1,24	1,87	-0,002	0,003	-0,66	0,54	3,52	2,27	0,005	0,003	1,55	0,20	-1,05	2,72	-0,02	0,06	-0,39	0,72
Zn	0,89	0,99	0,84	0,93	0,90	0,42	0,22	1,21	0,17	0,93	0,18	0,86	1,51	1,45	20,64	19,70	1,05	0,35
Cd	1,07	1,72	129,20	207,61	0,62	0,57	-2,64	2,09	-263,35	208,52	-1,26	0,28	0,05	2,50	90,86	4392,71	0,02	0,98
Pb	-0,54	1,40	-1,60	4,18	-0,38	0,72	1,92	1,71	4,71	4,20	1,12	0,32	-0,32	2,04	-13,89	88,45	-0,16	0,88

Условные сокращения: В – регрессионный коэффициент; Beta – стандартизованный регрессионный коэффициент; Ст. ош. Beta – стандартная ошибка коэффициента Beta; Ст. ош. В – стандартная ошибка коэффициента В; t – критерий Стьюдента; p – уровень значимости.



довольно высоки, что в итоге приводит к отсутствию статистической достоверности влияния по критерию Стьюдента и к высоким коэффициентам нулевой гипотезы. Таким образом показано, что статистически значимое влияние тяжелых металлов на фракционную корненаасыщенность в условиях загрязнения относительно контроля у всех изученных древесных видов отсутствует. Тем не менее, регрессионные коэффициенты Beta позволяют построить ряды увеличения значимости металлов для фракции корней (табл. 3.6.5). Zn, Pb и Cd являются наименее значимыми факторами для корневых систем сосны, ели и дуба, Zn и Cu – для лиственницы, Fe, Pb и Cu – для липы, Pb и Cu – для березы. Наиболее значимыми факторами для корневых систем сосны, ели и дуба являются Cu и Fe, для лиственницы – Pb и Fe, для липы – Cd и Zn, для березы – Cd и Fe. Таким образом, Fe является наиболее значимым фактором для корневых систем практически всех древесных видов, за исключением липы.

Таблица 3.6.5. Ряды возрастания значимости факторов (тяжелые металлы) для фракций корневых систем древесных лесообразователей в условиях УЩ.

	Сосна			Лиственница			Ель			Дуб			Липа			Береза		
	< 1	1-3	> 3	< 1	1-3	> 3	< 1	1-3	> 3	< 1	1-3	> 3	< 1	1-3	> 3	< 1	1-3	> 3
ряды возрастания ↑ ↑ ↑ ↑ ↑	Cd	Fe	Cu	Cd	Fe	Fe	Fe	Cd	Fe	Fe	Fe	Cu	Zn	Fe	Zn	Fe	Fe	Zn
	Fe	Cu	Fe	Pb	Pb	Cd	Cu	Pb	Cu	Cu	Pb	Cd	Cd	Cu	Cd	Cd	Cd	Fe
	Cu	Cd	Cd	Cu	Zn	Cu	Pb	Fe	Cd	Cd	Cd	Fe	Cu	Cd	Cu	Zn	Cu	Pb
	Pb	Pb	Pb	Zn	Cu	Pb	Cd	Zn	Pb	Pb	Cu	Pb	Pb	Pb	Pb	Cu	Pb	Cu
	Zn	Zn	Zn	Fe	Cd	Zn	Zn	Cu	Zn	Zn	Zn	Zn	Fe	Zn	Fe	Pb	Zn	Cd

Анализ влияния промышленного загрязнения и тяжелых металлов в почвах на корневые системы исследуемых древесных видов позволяет выделить адаптивные реакции корневых систем на воздействие указанных факторов (табл. 3.6.6). В ответ на промышленное загрязнение корневые системы проявляют в основном «толерантные» и «умеренно-толерантные» адаптивные реакции. Из всех древесных видов только у липы одинаковые адаптивные реакции корневых систем на промышленное загрязнение – все фракции «толерантны», остальные древесные виды проявляют видоспецифические реакции. Корневые фракции распределились на следующие группы адаптивных реакций по отношению к усилению углеводородного загрязнения:



Таблица 3.6.6. Адаптивные реакции корневых систем древесных видов на углеводородное загрязнение и на содержание в почве ТМ в условиях УПЦ (реакции корневых систем на углеводородное загрязнение: ↓↓ – стрессовая, ↓ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↑ – умеренно-толерантная, ↑↑ – толерантная; реакции корневых систем на ТМ: ↑↑ – стрессовая, ↑ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↓ – умеренно-толерантная, ↓↓ – толерантная).

Факторы	Корневые фракции								
	< 1 мм	1-3 мм	> 3 мм	< 1 мм	1-3 мм	> 3 мм	< 1 мм	1-3 мм	> 3 мм
	Сосна			Лиственница			Ель		
Пром. загрязнение	(–)	↑	↑	↑↑	↑	↑	↑	(–)	↑
Cu	↓	↓↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓↓
Fe	(–)	↓↓	↓	↓	↓	↓	(–)	↓	↓
Zn	(–)	↓↓	↓	↓	↓	↓	(–)	↓	↓
Cd	↑	↓↓	↓	↓	(–)	↓	(–)	↓↓	↓
Pb	↑	↓	↓	(–)	(–)	↓	↓	↓	↓↓
	Дуб			Липа			Береза		
Пром. загрязнение	↓↓	↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	(–)	↓
Cu	↓↓	↓	(–)	↓↓	(–)	(–)	(–)	↓	↓
Fe	(–)	↓	(–)	↓↓	(–)	(–)	(–)	(–)	↓
Zn	↓	↓	(–)	↓↓	(–)	(–)	↑	(–)	(–)
Cd	↓	↓	↓	↓↓	(–)	↓↓	↑	↓	↓
Pb	↓	(–)	↓	↓↓	(–)	↓↓	↑	↓↓	↓

↑↑ – значительное и достоверное увеличение корненасыщенности при усилении загрязнения, «очень сильная» корреляционная связь с ТМ;

↑ – незначительное и недостоверное увеличение корненасыщенности при усилении загрязнения, «сильная» корреляционная связь с ТМ;

(–) – изменения в корненасыщенности отсутствуют, «средняя» корреляционная связь с ТМ;

↓ – незначительное и недостоверное уменьшение корненасыщенности при усилении загрязнения, «слабая» корреляционная связь с ТМ;

↓↓ – значительное и достоверное уменьшение корненасыщенности при усилении загрязнения, «очень слабая» корреляционная связь с ТМ.

– поглощающие корни:

«стрессовые» адаптивные реакции – дуб;

«нейтральные» адаптивные реакции – сосна;

«умеренно-толерантные» адаптивные реакции – ель;

«толерантные» адаптивные реакции – лиственница, липа, береза.

– проводящие корни:

«нейтральные» адаптивные реакции – ель, береза;

«умеренно-толерантные» адаптивные реакции – сосна, лиственница, дуб;

«толерантные» адаптивные реакции – липа.

– скелетные корни:

«умеренно-стрессовые» адаптивные реакции – береза;

«умеренно-толерантные» адаптивные реакции – сосна, лиственница, ель;

«толерантные» адаптивные реакции – дуб, липа.

Среди адаптивных реакций корневых систем на содержание в почве тяжелых металлов невозможно выделить одинаковых тенденций или групп реакций ни в пределах фракций для одной отдельной древесной породы, ни в пределах одной отдельной фракции для всех древесных пород. Аналогично невозможно выделить одинаковых тенденций или групп реакций ни для каждого отдельного тяжелого металла в пределах всех древесных видов, ни сравнить металлы между собой в пределах одного древесного вида. За редким исключением можно обнаружить сходства по указанным выше группам, но они не носят систематического характера и не дают какой либо ясной картины. Все реакции видоспецифичны. Лишь с некоторой долей условности можно выделить усредненный тип адаптивных реакций корневых фракций на ТМ:

– поглощающие корни:

«умеренно-стрессовые» адаптивные реакции – береза;

«нейтральные» адаптивные реакции – сосна, ель;

«умеренно-толерантные» адаптивные реакции – лиственница, дуб;

«толерантные» адаптивные реакции – липа.

– проводящие корни:

«нейтральные» адаптивные реакции – липа;

«умеренно-толерантные» адаптивные реакции – лиственница, ель, дуб, береза;

«толерантные» адаптивные реакции – сосна.

– скелетные корни:

«нейтральные» адаптивные реакции – дуб, липа;

«умеренно-толерантные» адаптивные реакции – сосна, лиственница, ель, береза.

Из приведенных рядов видно, что у лиственницы все фракции корней характеризуются «умеренно-толерантной» адаптивной реакцией к суммарному действию всех ТМ, реакции корневых фракций остальных древесных видов поливариантные и видоспецифичны.

Таким образом, выявлены следующие видоспецифические реакции корневых систем в ответ на промышленное загрязнение: у всех хвойных видов в условиях загрязнения увеличивается корненасыщенность почвенного профиля поглощающими, проводящими и скелетными корнями. Но при этом во фракционном составе в условиях загрязнения в общей корневой массе наблюдается перераспределение: у сосны в сторону уменьшения долей поглощающих и проводящих корней с увеличением доли скелетных корней; у лиственницы в сторону увеличения долей поглощающих и проводящих корней с понижением доли скелетных корней; у ели в сторону увеличения доли поглощающих корней с понижением долей проводящих и скелетных корней.

У лиственных древесных видов единой тенденции не наблюдается, выявлены следующие видоспецифические реакции:

– у дуба в условиях загрязнения уменьшается корненасыщенность почвенного профиля поглощающими корнями, но увеличивается корненасыщенность проводящими и скелетными корнями, при этом во фракционном составе в условиях загрязнения в общей корневой массе наблюдается перераспределение в сторону понижения доли поглощающих корней и увеличения доли скелетных корней, а фракция проводящих корней остается без изменений;

– у липы в условиях загрязнения увеличивается корненасыщенность почвенного профиля поглощающими и проводящими корнями, но уменьшается корненасыщенность скелетными корнями, при этом во фракционном составе из общей корневой массы также увеличиваются доли фракций поглощающих и проводящих корней с понижением доли скелетных корней;

– у березы в условиях загрязнения увеличивается корненасыщенность

почвенного профиля поглощающими корнями, но уменьшается корненасыщенность скелетными корнями, масса проводящих корней не изменяется, при этом во фракционном составе из общей корневой массы также увеличивается доля поглощающих корней и понижается доля скелетных корней, а фракция проводящих корней остается без изменений.

Кроме Fe содержание остальных ТМ в почвах находится в концентрациях, не достигающих фитотоксичности. Следует отметить, что в верхних слоях почвы концентрация Fe превышает ПДК только в 1,5 раза, а значительное превышение наблюдается только в контроле в нижних горизонтах метрового слоя почвы. Следовательно, в верхнем корнеобитаемом слое, где идет наибольшее поглощение воды и минеральных веществ, в целом содержание всех исследованных ТМ не дает фитотоксический эффект. Из изученных ТМ Cu, Fe и Zn являются необходимыми для растений элементами, а Cd и Pb – токсичными металлами. Характерной особенностью Cu, Fe и Zn является одинаковый характер их распределения по почвенному профилю: 1) в условиях загрязнения максимальные концентрации этих металлов находятся в слоях 0-10, 10-20, 20-30 и 30-40 см, причем распределены по этим слоям фактически равномерно, далее по мере углубления наблюдается резкий спад содержания этих металлов; 2) в контроле максимальные концентрации этих металлов находятся в слоях 30-40, 40-50, 50-60 и 60-70 см, причем пик концентраций приходится на слой 50-60 см, до него наблюдается постепенное возрастание концентраций, а после него постепенный спад по мере углубления; 3) у всех трех металлов в условиях загрязнения наблюдается значительное снижение их средней концентрации относительно контроля. Для Cd и Pb также выявлены одинаковые характерные особенности распределения по почвенному профилю: 1) в контроле эти металлы фактически равномерно распределены по метровому почвенному профилю с приблизительно одинаковой концентрацией; 2) в условиях загрязнения максимальные концентрации этих металлов находятся в слоях 0-10, 10-20, 20-30 см, причем распределены по этим слоям фактически равномерно, далее по мере углубления наблюдается резкий спад содержания этих металлов; 3) у обоих металлов в условиях загрязнения наблюдается значительное увеличение их

средней концентрации относительно контроля; 4) значительное увеличение их концентрации в поверхностных слоях почвы в условиях загрязнения свидетельствуют об их техногенном привнесении.

Полученные результаты корреляционного и регрессионного анализов в целом были прогнозируемы. Прежде всего, из всех металлов только Fe имеет превышение ПДК в почве. Следовательно, влияние этого фактора должно быть априори преобладающим по сравнению с другими ТМ. Как мы видим, именно на Fe и Zn приходится наибольшее количество «средних» и «сильных» корреляционных связей с корневыми фракциями всех древесных видов. Как показано нами в главе 3.4., все древесные виды являются «исключателями» Fe, следовательно, для недопущения его проникновения в избыточных концентрациях в надземные органы, основная барьерная функция возложена на корневые системы. Отсюда и высокая значимость этого металла для корневых систем всех пород согласно регрессионному коэффициенту Beta.

Выявлена значительная видоспецифичность адаптивных реакций корневых систем древесных лесобразователей по отношению к промышленному загрязнению и к содержанию в почвах ТМ. Общих тенденций для древесных видов выделить не представляется возможным – реакции всегда разнонаправленные и видоспецифичные. Однако, с определенной долей условности можно сказать, что по отношению к промышленному загрязнению наиболее типичными являются «умеренно-толерантная» и «толерантная» адаптивные реакции, а по отношению к ТМ наиболее типичной является «умеренно-толерантная» адаптивная реакция.

### **Выводы**

1. У всех хвойных видов в условиях загрязнения увеличивается корненасыщенность почвенного профиля всеми фракциями корней: поглощающими, проводящими и скелетными. У лиственных древесных видов нет единой тенденции: у дуба уменьшается корненасыщенность поглощающими корнями, но увеличивается проводящими и скелетными корнями; у липы увеличивается корненасыщенность поглощающими и проводящими корнями, но

уменьшается скелетными корнями; у березы увеличивается корненасыщенность поглощающими корнями, но уменьшается скелетными корнями, масса проводящих корней не изменяется.

2. Показано перераспределение фракций корней из общей корневой массы в условиях загрязнения относительно контроля: у сосны и дуба в сторону уменьшения долей поглощающих и проводящих корней с увеличением доли скелетных корней; у лиственницы и липы в сторону увеличения долей поглощающих и проводящих корней с понижением доли скелетных корней; у ели и березы в сторону увеличения доли поглощающих корней с понижением долей проводящих и скелетных корней.

3. Характер распределения фракций корневых систем по почвенному профилю является видоспецифичным и выделить общие тенденции для отдельно взятой фракции, для отдельно взятого древесного вида или дать сравнение между древесными видами затруднительно.

4. В почвах района исследований содержание Cu, Cd, Zn, Pb не превышает ПДК, однако выявлено превышение ПДК по Fe, причем в контроле значительно больше, чем в загрязненных условиях.

5. В условиях загрязнения наблюдается уменьшение содержания в почвах Cu, Fe, Zn относительно контроля и значительное увеличение концентрации Cd и Pb, что может быть вызвано их длительным накоплением при производстве и использовании этилированного бензина, дизельного топлива и мазута, а также с наличием предприятий теплоэлектроцентрали. Для всех изученных ТМ в условиях загрязнения характерно «поднятие» максимальных концентраций в верхние слои почвы (0-30 см) относительно контроля (40-60 см), что свидетельствует об их техногенном привнесении.

6. Корневые системы сосны, липы и березы характеризуются тесными корреляционными связями с содержанием металлов в почве, а корневые системы лиственницы, ели и дуба характеризуются средней теснотой корреляционных связей.

7. Наиболее значимыми факторами для корневых систем сосны, ели и дуба

являются Cu и Fe, для лиственницы – Pb и Fe, для липы – Cd и Zn, для березы – Cd и Fe. В целом, Fe является наиболее значимым фактором для корневых систем практически всех древесных видов, за исключением липы.

8. Для каждого вида показана относительная независимость адаптивных реакций различных параметров корневых систем, проявляющаяся у всех корневых фракций. В целом по отношению к промышленному загрязнению у корневых систем изученных древесных видов наиболее типичными являются «умеренно-толерантная» и «толерантная» адаптивные реакции, а по отношению к ТМ наиболее типичной является «умеренно-толерантная» адаптивная реакция.

### **3.7. Относительное жизненное состояние древостоев**

В зоне сильного загрязнения древостои имеют следующие характеристики относительного жизненного состояния (табл. 3.7.1, 3.7.2):

– древостой сосны относятся к категории «сильно ослабленные» ( $L_v=44,8\%$ ), наблюдаются снижение густоты кроны до 50%, повреждения хвои до 60% (некрозы, хлорозы), наличие мертвых сучьев в верхней части кроны до 40%. Основные доли запаса древостоя, определяющее жизненное состояние – «сильно ослабленные» (45,9%), «ослабленные» (18,0%) и «сухостой» (14,1%);

– древостой лиственницы относятся к категории «сильно ослабленные» ( $L_v=48,1\%$ ), наблюдаются снижение густоты кроны до 60%, повреждения хвои до 10% (некрозы, хлорозы), наличие мертвых сучьев в верхней части кроны до 40%. Основные доли запаса древостоя, определяющее жизненное состояние – «сильно ослабленные» (51,8%), «ослабленные» (14,4%) и «усыхающие» (11,9%) и «сухостой» (5,2%);

– древостой ели относятся к категории «ослабленные» ( $L_v=67,1\%$ ), наблюдаются снижение густоты кроны до 70%, повреждения хвои 10-20% (некрозы, хлорозы), наличие мертвых сучьев в верхней части кроны до 20%. Основные доли запаса древостоя, определяющее жизненное состояние – «здоровые» (50,4%), «ослабленные» (15,4%), «сильно ослабленные» (14,7%) и «сухостой» (18,2%);

– древостой дуба относятся к категории «сильно ослабленные» ( $L_v=48,8\%$ ), наблюдаются снижение густоты кроны до 50%, повреждения листьев до 40%

(некрозы, хлорозы, энтомопоражения), наличие мертвых сучьев в верхней части кроны до 55%. Основные доли запаса древостоя, определяющее жизненное состояние – «сильно ослабленные» (47,3%), «ослабленные» (34,3%) и «сухостой» (8,5%). Многие деревья повреждены стволовыми гнилями и морозобойными трещинами;

Таблица 3.7.1. Относительное жизненное состояние древостоев хвойных и лиственных лесобразователей в УПЦ.

Местоположение	Сумма объемов стволов (м <sup>3</sup> ) / % от запаса					Относительное жизненное состояние древостоев	
	Здоровые	Ослабленные	Сильно ослабленные	Усыхающие	Сухостой	Lv, %	Категория
<b>Сосна обыкновенная</b>							
Зона сильного загрязнения	<u>35,71</u> 13,4	<u>47,78</u> 18,0	<u>122,16</u> 45,9	<u>22,85</u> 8,6	<u>37,48</u> 14,1	44,8	Сильно ослабленное
Контроль	<u>598,06</u> 92,3	<u>45</u> 6,9	<u>1,51</u> 0,2	<u>0</u> 0	<u>3,08</u> 0,5	97,3	Здоровое
<b>Лиственница Сукачева</b>							
Зона сильного загрязнения	<u>103,91</u> 16,7	<u>89,56</u> 14,4	<u>322,44</u> 51,8	<u>73,77</u> 11,9	<u>32,49</u> 5,2	48,1	Сильно ослабленное
Контроль	<u>702,97</u> 69,2	<u>307,33</u> 30,3	<u>5,47</u> 0,5	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	90,6	Здоровое
<b>Ель сибирская</b>							
Зона сильного загрязнения	<u>19,73</u> 50,4	<u>6,03</u> 15,4	<u>5,75</u> 14,7	<u>0,55</u> 1,4	<u>7,12</u> 18,2	67,1	Ослабленное
Контроль	<u>15,48</u> 85,0	<u>2,35</u> 12,9	<u>0,39</u> 2,1	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	94,8	Здоровое
<b>Дуб черешчатый</b>							
Зона сильного загрязнения	<u>1,67</u> 5,6	<u>10,19</u> 34,3	<u>14,05</u> 47,3	<u>1,26</u> 4,2	<u>2,51</u> 8,5	48,8	Сильно ослабленное
Контроль	<u>28,75</u> 78,8	<u>7,14</u> 19,6	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	<u>0,59</u> 1,6	92,5	Здоровое
<b>Липа мелколистная</b>							
Зона сильного загрязнения	<u>0,78</u> 3,0	<u>12,22</u> 47,0	<u>11,7</u> 45,0	<u>1,3</u> 5,0	<u>0</u> 0	54,2	Ослабленное
Контроль	<u>13,92</u> 48,0	<u>14,21</u> 49,0	<u>0,87</u> 3,0	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	83,5	Здоровое
<b>Береза повислая</b>							
Зона сильного загрязнения	<u>19,9</u> 38,1	<u>29,4</u> 56,3	<u>1,7</u> 3,3	<u>0,1</u> 0,2	<u>1,1</u> 2,1	79,0	Ослабленное
Контроль	<u>170,3</u> 92,7	<u>12,0</u> 6,5	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	<u>1,4</u> 0,8	97,3	Здоровое



Таблица 3.7.2. Диагностические признаки жизненного состояния древостоев хвойных и лиственных лесобразователей в УПЦ.

Древесный вид	Диагностические признаки		
	Снижение густоты кроны	Наличие мертвых сучьев	Повреждение листьев
Сосна	до 50%	до 40%	до 60%
Лиственница	до 60%	до 40%	до 10%
Ель	до 70%	до 20%	до 20%
Дуб	до 50%	до 55%	до 40%
Липа	до 50%	до 40%	до 40%
Береза	до 60%	до 5%	до 20%

– древостой липы относится к категории «ослабленные» ( $L_v=54,2\%$ ), наблюдаются снижение густоты кроны до 50%, повреждения листьев до 40% (некрозы, хлорозы, энтомопоражения), наличие мертвых сучьев в верхней части кроны до 40%. Основные доли запаса древостоя, определяющее жизненное состояние – «ослабленные» (47,0%) и «сильно ослабленные» (45,0%);

– древостой березы относится к категории «ослабленные» ( $L_v=79\%$ ), наблюдаются снижение густоты кроны до 60%, повреждения листьев 10-20% (некрозы, хлорозы). Основные доли запаса древостоя, определяющее жизненное состояние – «ослабленные» (56,3%) и «здоровые» (38,1%).

В контроле все древостои относятся к категории «здоровые», диагностические признаки ухудшения состояния незначительны, основная доля запаса древостоя относится к категории «здоровые», незначительная к ослабленным (за исключением лиственницы и липы, у которых на эту категорию приходится 30% и 49% запаса соответственно), остальные категории либо отсутствуют, либо их доля запаса не превышает 1-2%.

Для лиственницы, ели и березы основным диагностическим признаком, ухудшающим жизненное состояние древостоя, является снижение густоты кроны, остальные диагностические признаки имеют менее значимую роль, за исключением лиственницы, у которой наличие в кроне мертвых сучьев является вторым по значимости диагностическим признаком. Для сосны, дуба и липы все рассматриваемые диагностические признаки, ухудшающие жизненное состояние

древостоя, являются практически равнозначными, при этом снижение густоты кроны первично для липы, наличие в кроне мертвых сучьев первично для дуба, а повреждение хвои первично для сосны. Как видим, у каждого древесного вида свои индивидуальные видоспецифические адаптивные реакции, однако в целом менее всего подвержено ухудшению состояние хвои и листьев, более всего подвержена ухудшению густота кроны, а мертвые сучья в кроне занимают промежуточное положение.

Адаптивные реакции диагностических признаков жизненного состояния древесных видов на углеводородное загрязнение представлены в таблице 3.7.3.

Таблица 3.7.3. Адаптивные реакции диагностических признаков жизненного состояния древесных видов на углеводородное загрязнение в условиях УПЦ (↓↓ – стрессовая, ↓ – умеренно-стрессовая, (–) – нейтральная, ↑ – умеренно-толерантная, ↑↑ – толерантная).

Диагностические признаки	Сосна	Лиственница	Ель	Дуб	Липа	Береза
Снижение густоты кроны	↓	↓	(–)	↓	↓	↓
Степень повреждения хвои/листьев	↓↓	(–)	(–)	↓	↓	(–)
Наличие в кроне мертвых сучьев	↓	↓	(–)	↓	↓	(–)
Относительное жизненное состояние	↓↓	↓↓	↓	↓↓	↓	↓

(–) – незначительное снижение диагностических признаков жизненного состояния в условиях загрязнения относительно контроля (повреждение элементов кроны до 30%, коэффициент ОЖС 80-100);

↓ – среднее снижение диагностических признаков жизненного состояния в условиях загрязнения относительно контроля (повреждение элементов кроны 30-60%, коэффициент ОЖС 50-79);

↓↓ – значительное снижение диагностических признаков жизненного состояния в условиях загрязнения относительно контроля (повреждение элементов кроны 60% и более, коэффициент ОЖС 49 и ниже);

В основном наблюдаются «умеренно-стрессовые» и «нейтральные» адаптивные реакции, причем «умеренно-стрессовые» преобладают. Все три

диагностических признака жизненного состояния у дуба и липы характеризуются «умеренно-стрессовой» адаптивной реакцией, у ели – «нейтральной», сосна, лиственница и береза характеризуются некоторой вариабельностью в адаптивных реакциях. В итоге комплексный показатель относительного жизненного состояния характеризуется «стрессовой» адаптивной реакцией у сосны, лиственницы и дуба, а у ели, липы и березы – «умеренно-стрессовой» адаптивной реакцией.

Таким образом, промышленное загрязнение вызывает значительное снижение жизненного состояния древостоев сосны, лиственницы и дуба, у которых адаптивные реакции данного показателя оцениваются как «стрессовые». Менее значительное снижение жизненного состояния древостоев наблюдается у ели, липы и березы, у которых адаптивные реакции данного показателя оцениваются как «умеренно-стрессовые». В целом, по степени ухудшения жизненного состояния в условиях загрязнения относительно контроля древесные виды образуют ряд снижения: береза > ель > липа > лиственница > дуб > сосна.

### **Выводы**

1. Промышленное загрязнение вызывает снижение жизненного состояния древостоев, значительное у сосны, лиственницы, дуба, и менее значительное у ели, липы и березы.

2. По степени ухудшения жизненного состояния древесные виды образуют ряд снижения: береза > ель > липа > лиственница > дуб > сосна.

3. Основным диагностическим признаком, ухудшающим жизненное состояние древостоев, является густота кроны, за которым следует наличие мертвых сучьев в кроне и повреждение хвои/листвы.

4. Для каждого вида показана относительная независимость адаптивных реакций различных параметров жизненного состояния, проявляющаяся как для отдельных деревьев древостоя, так и для древостоев в целом. В целом адаптивные реакции по изменению жизненного состояния в ответ на промышленное загрязнение у сосны, лиственницы и дуба оцениваются как «стрессовые», у ели, липы и березы – как «умеренно-стрессовые».

### **3.8. Адаптивные стратегии древесных видов к углеводородному загрязнению**

На рисунках 3.8.1-3.8.3 представлены адаптивные реакции древесных видов на промышленное загрязнение на различных структурно-функциональных уровнях организации. Следует отметить, что на всех рассматриваемых уровнях проявляется относительная независимость адаптивных реакций:

– у сосны преобладающей «стрессовой» адаптивной реакцией характеризуются дендрохронологические параметры, «нейтральной» – пигментный комплекс, «умеренно-толерантной» – корневые системы, «толерантной» – водный обмен и характер накопления ТМ. Показатели жизненного состояния в равной степени проявляют «стрессовые» и «умеренно-стрессовые» адаптивные реакции, а морфологические параметры в равной степени проявляют «нейтральные» и «толерантные» адаптивные реакции.

– у лиственницы преобладающей «умеренно-стрессовой» адаптивной реакцией характеризуются показатели жизненного состояния, «нейтральной» – морфологические параметры и пигментный комплекс, «умеренно-толерантной» – корневые системы, «толерантной» – водный обмен, характер накопления ТМ и дендрохронологические параметры.

– у ели преобладающей «стрессовой» адаптивной реакцией характеризуется накопление ТМ, «нейтральной» – водный обмен, пигментный комплекс и показатели жизненного состояния, «умеренно-толерантной» – корневые системы, «толерантной» – морфологические и дендрохронологические параметры.

– у дуба преобладающей «умеренно-стрессовой» адаптивной реакцией характеризуются показатели жизненного состояния, «нейтральной» – пигментный комплекс, «умеренно-толерантной» – корневые системы, «толерантной» – характер накопления ТМ. Морфологические параметры и параметры водного обмена в равной степени проявляют «стрессовые» и «толерантные» адаптивные реакции, а дендрохронологические параметры в равной степени проявляют «стрессовые», «умеренно-стрессовые», «нейтральные» и «умеренно-толерантные» адаптивные реакции.

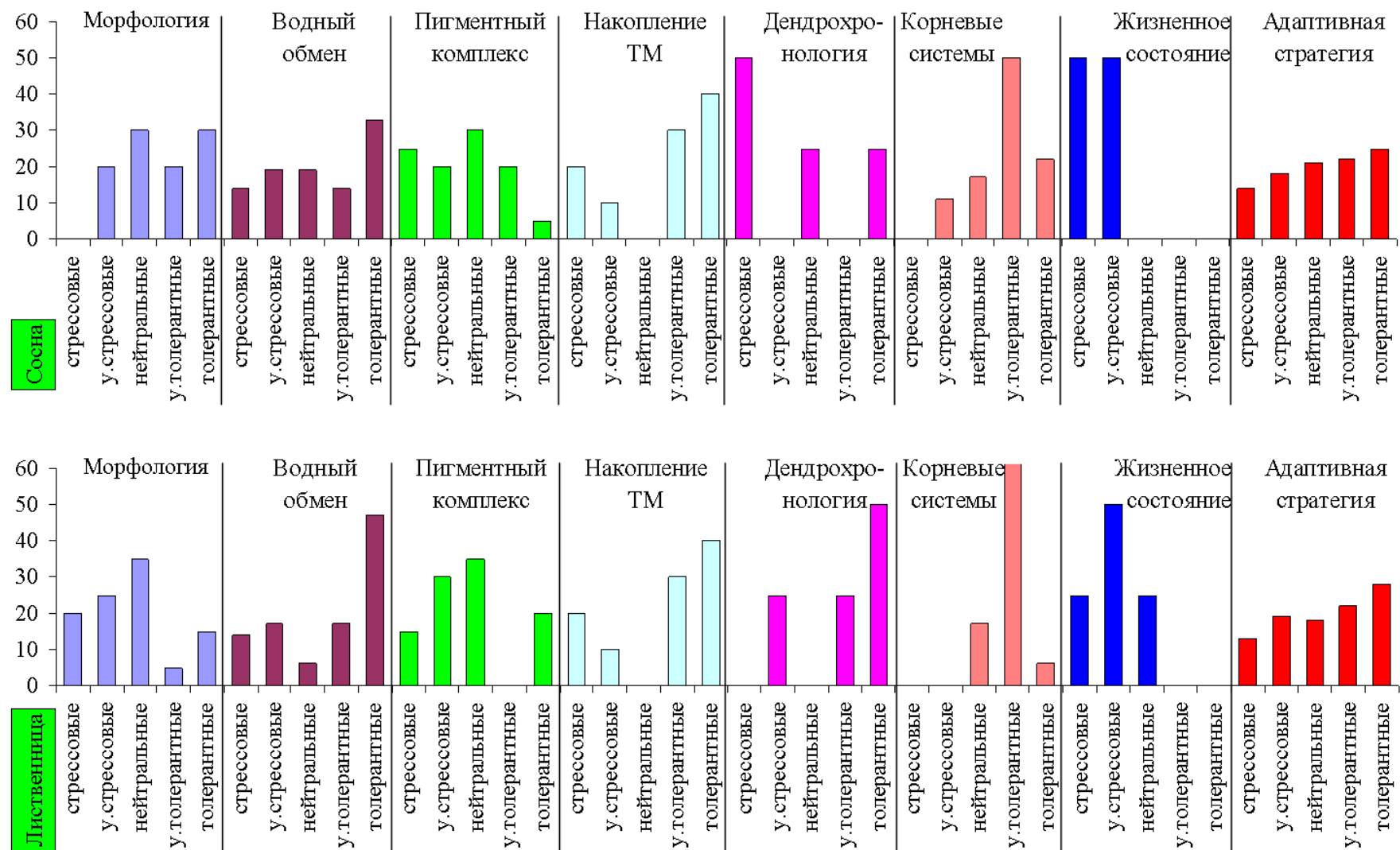


Рисунок 3.8.1. Адаптивные реакции сосны и лиственницы на различных структурно-функциональных уровнях организации и результирующие адаптивные стратегии на уровне целостного организма в условиях УПЦ (в долях от 100%). Условные обозначения: у.стрессовые – умеренно-стрессовые адаптивные реакции, у.толерантные – умеренно-толерантные адаптивные реакции.

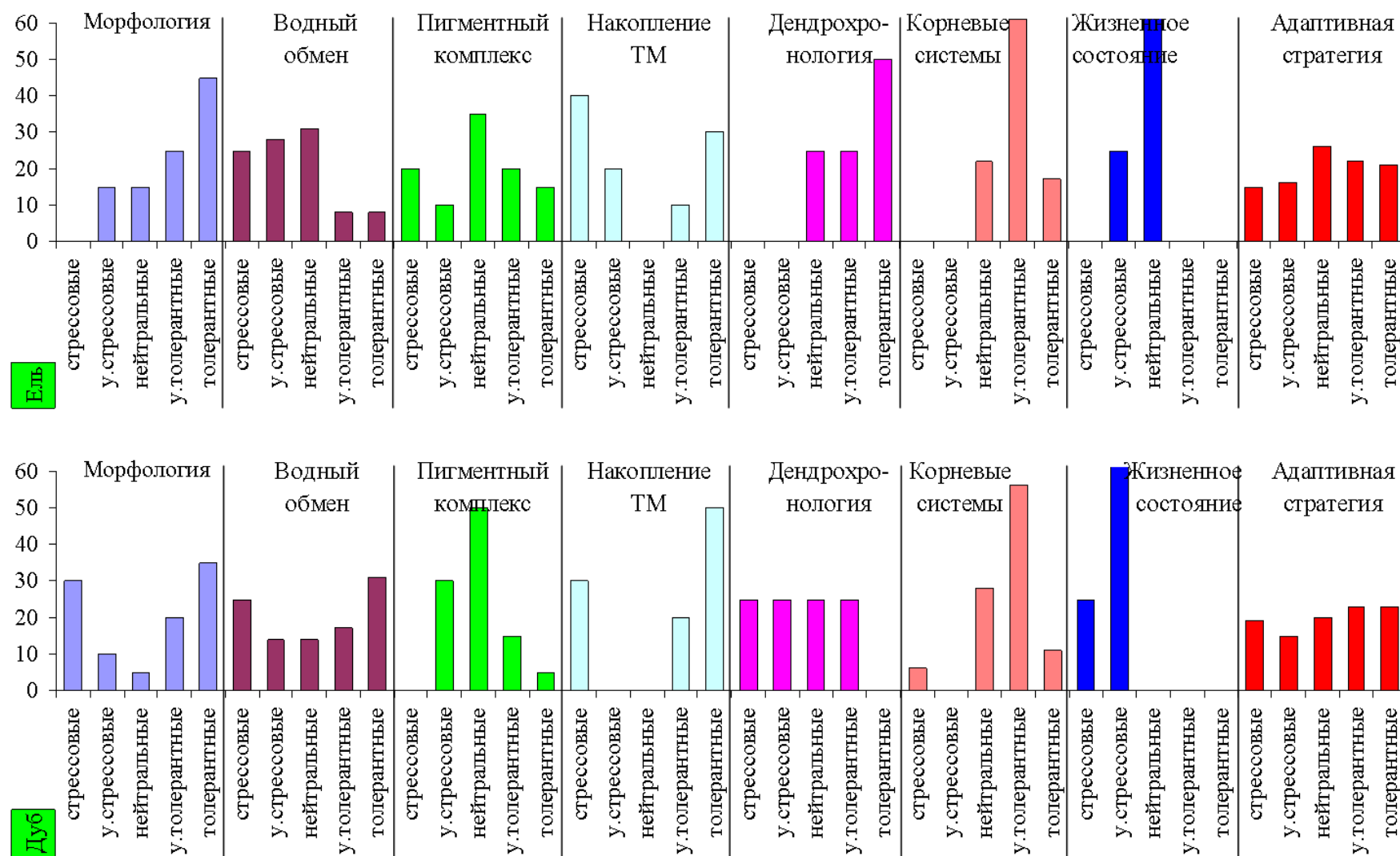


Рисунок 3.8.2. Адаптивные реакции ели и дуба на различных структурно-функциональных уровнях организации и результирующие адаптивные стратегии на уровне целостного организма в условиях УПЦ (в долях от 100%). Условные обозначения смотри на рис. 3.8.1.

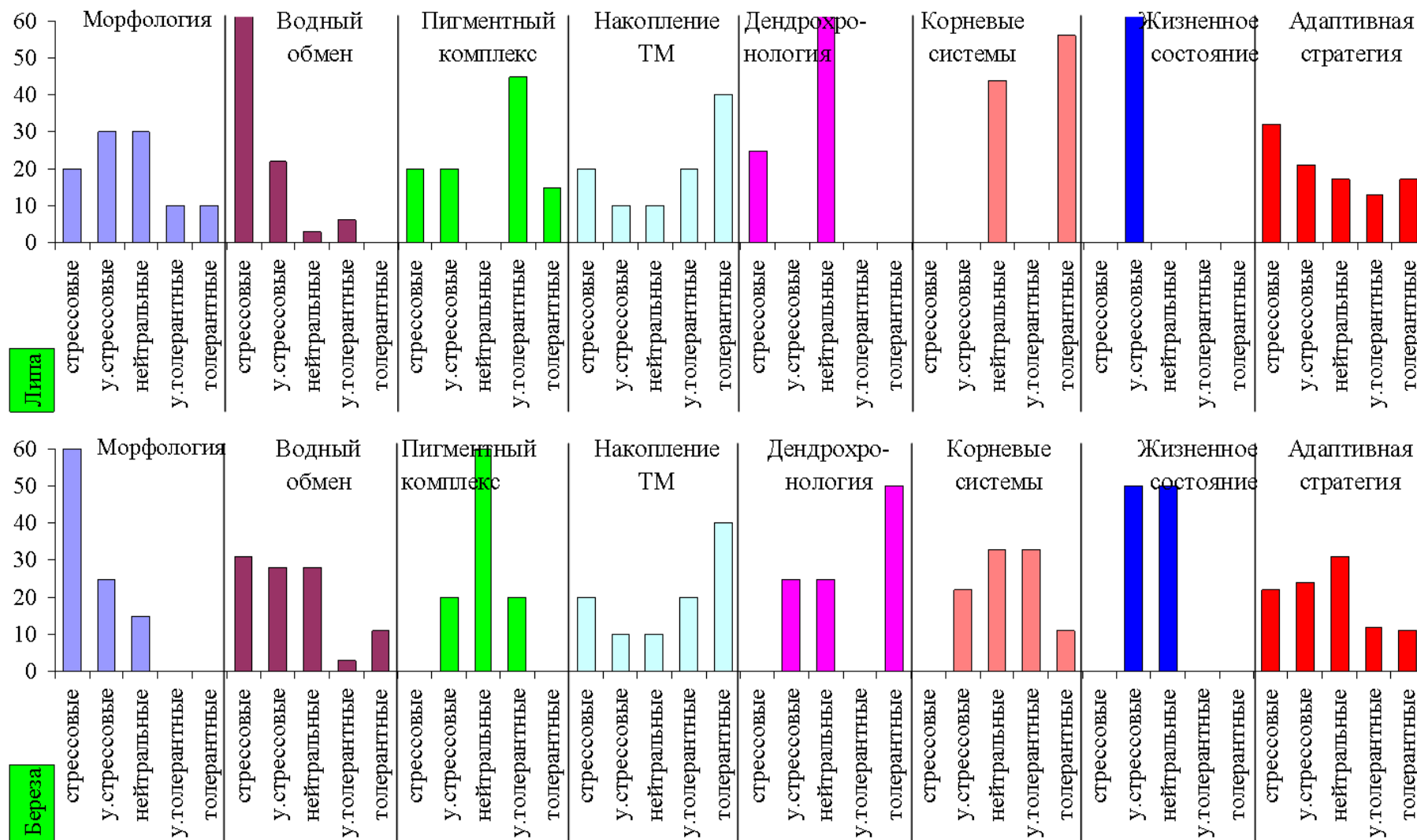


Рисунок 3.8.3. Адаптивные реакции липы и березы на различных структурно-функциональных уровнях организации и результирующие адаптивные стратегии на уровне целостного организма в условиях УПЦ (в долях от 100%). Условные обозначения смотри на рис. 3.8.1.

– у липы преобладающей «стрессовой» адаптивной реакцией характеризуются параметра водного обмена, «умеренно-стрессовой» – показатели жизненного состояния, «нейтральной» – дендрохронологические параметры, «умеренно-толерантной» – пигментный комплекс, «толерантной» – характер накопления ТМ. Морфологические параметры в равной степени проявляют «умеренно-стрессовые» и «нейтральные» адаптивные реакции, а корневые системы в равной степени проявляют «нейтральные» и «умеренно-толерантные» адаптивные реакции.

– у березы преобладающей «стрессовой» адаптивной реакцией характеризуются морфологические параметры, «нейтральной» – пигментный комплекс, «толерантной» – характер накопления ТМ и дендрохронологические параметры. Параметры водного обмена в равной степени проявляют «стрессовые», «умеренно-стрессовые» и «нейтральные» адаптивные реакции, показатели жизненного состояния в равной степени проявляют «умеренно-стрессовые» и «нейтральные» адаптивные реакции, корневые системы в равной степени проявляют «нейтральные» и «умеренно-толерантные» адаптивные реакции.

В таблице 3.8.1 представлены коэффициенты, характеризующие степень согласованности адаптивных реакций при выделении доминирующей реакции. Из всех рассчитанных коэффициентов наилучшим описанием наблюдаемых распределений в пределах иерархических уровней характеризуется коэффициент равномерности. По степени согласованности адаптивных реакций исследованные параметры образуют ряды уменьшения:

– сосна: корневые системы > накопление ТМ > дендрохронология > пигментный комплекс > морфология > водный обмен > жизненное состояние;

– лиственница: корневые системы > жизненное состояние > водный обмен > морфология > накопление ТМ > дендрохронология > пигментный комплекс;

– ель: жизненное состояние > корневые системы > накопление ТМ > пигментный комплекс > дендрохронология > морфология > водный обмен;

– дуб: жизненное состояние > корневые системы > пигментный комплекс > накопление ТМ > морфология > водный обмен > дендрохронология;



Таблица 3.8.1. Степень согласованности адаптивных реакций лесообразователей на влияние промышленного загрязнения в условиях УПЦ в пределах иерархических уровней и между иерархическими уровнями (зеленым и красным цветами и жирным шрифтом выделены коэффициенты, наилучшим образом описывающие наблюдаемые распределения).

Древесный вид	Коэффициенты меры разнообразия	Морфология	Водный обмен	Пигментный комплекс	Накопление тяжелых металлов	Дендрохронология	Корневые системы	Относительное жизненное состояние	Адаптивные стратегии
Сосна	<b>Коэфф. равномерности</b>	<b>10,0</b>	<b>7,6</b>	<b>10,0</b>	<b>13,3</b>	<b>12,5</b>	<b>22,2</b>	<b>0</b>	2,7
	<b>Сигма (σ)</b>	5,0	7,1	8,4	11,2	11,8	15,0	0	<b>3,7</b>
	Индекс Шенона	2,0	2,2	2,2	1,9	1,5	1,8	1,0	2,3
	Индекс Симпсона	0,3	0,2	0,2	0,3	0,4	0,3	0,5	0,2
Лиственница	<b>Коэфф. равномерности</b>	<b>13,8</b>	<b>13,9</b>	<b>11,7</b>	<b>13,3</b>	<b>12,5</b>	<b>66,7</b>	<b>25,0</b>	4,0
	<b>Сигма (σ)</b>	10,0	14,2	7,9	10,0	11,8	31,8	11,8	<b>4,8</b>
	Индекс Шенона	2,1	2,0	1,9	1,9	1,5	0,9	1,5	2,3
	Индекс Симпсона	0,2	0,3	0,3	0,3	0,4	0,6	0,4	0,2
Ель	<b>Коэфф. равномерности</b>	<b>10,0</b>	<b>6,9</b>	<b>13,8</b>	<b>16,7</b>	<b>12,5</b>	<b>41,7</b>	<b>50,0</b>	4,0
	<b>Сигма (σ)</b>	12,3	9,7	8,4	11,2	11,8	19,8	25,0	<b>4,0</b>
	Индекс Шенона	1,8	2,1	2,2	1,9	1,5	1,4	0,8	2,3
	Индекс Симпсона	0,3	0,2	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,2
Дуб	<b>Коэфф. равномерности</b>	<b>13,8</b>	<b>6,9</b>	<b>21,7</b>	<b>20,0</b>	<b>0</b>	<b>26,4</b>	<b>50,0</b>	2,9
	<b>Сигма (σ)</b>	11,4	6,7	17	12,5	0	19,4	25,0	<b>3,0</b>
	Индекс Шенона	2,1	2,2	1,7	1,5	2,0	1,6	0,8	2,3
	Индекс Симпсона	0,3	0,2	0,4	0,4	0,2	0,4	0,6	0,2
Липа	<b>Коэфф. равномерности</b>	<b>7,5</b>	<b>23,2</b>	<b>18,3</b>	<b>10,0</b>	<b>50,0</b>	<b>11,1</b>	<b>100</b>	5,6
	<b>Сигма (σ)</b>	8,9	26,7	11,7	11,0	25,0	5,6	70,7	<b>6,5</b>
	Индекс Шенона	2,2	1,2	1,9	2,1	0,8	1,0	0	2,3
	Индекс Симпсона	0,2	0,5	0,3	0,3	0,6	0,5	1,0	0,2
Береза	<b>Коэфф. равномерности</b>	<b>22,5</b>	<b>9,0</b>	<b>40,0</b>	<b>10,0</b>	<b>12,5</b>	<b>11,1</b>	<b>0</b>	7,4
	<b>Сигма (σ)</b>	19,3	11,0	18,9	11,0	11,8	9,2	0	<b>7,8</b>
	Индекс Шенона	1,4	2,1	1,4	2,1	1,5	1,9	1,0	2,2
	Индекс Симпсона	0,4	0,3	0,4	0,3	0,4	0,3	0,5	0,2

– липа: жизненное состояние > дендрохронология > водный обмен > пигментный комплекс > корневые системы > накопление ТМ > морфология;

– береза: пигментный комплекс >морфология > дендрохронология > корневые системы > накопление ТМ > водный обмен > жизненное состояние.

Как видно из приведенных данных, наибольшей степенью согласованности адаптивных реакций в пределах иерархических уровней характеризуются показатели жизненного состояния древостоев и корневые системы, наименьшей – параметры водного обмена хвои/листьев.

Ярким примером относительной независимости адаптивных реакций в пределах одной иерархической системы служат корневые системы древесных растений (рис. 3.8.4). За исключением лиственницы, у всех исследованных видов поглощающие, полускелетные и скелетные корни проявляют разнонаправленные адаптивные реакции. Так, у сосны поглощающие корни характеризуются «нейтральной» адаптивной реакцией, полускелетные – «толерантной», а скелетные – «умеренно-толерантной»; у ели поглощающие корни в равной степени характеризуются «нейтральной» и «умеренно-толерантной» адаптивными реакциями, полускелетные и скелетные – «умеренно-толерантной»; у дуба поглощающие и полускелетные корни характеризуются «умеренно-толерантной» адаптивной реакцией, а скелетные – «нейтральной»; у липы поглощающие корни характеризуются «толерантной» адаптивной реакцией, полускелетные – «нейтральной», а скелетные в равной степени характеризуются «нейтральной» и «толерантной»; у березы поглощающие корни характеризуются «умеренно-стрессовой» адаптивной реакцией, полускелетные – «нейтральной», а скелетные – «умеренно-толерантной». При этом, за исключением липы, преобладающая адаптивная реакция всей корневой системы в целом характеризуется как «умеренно-толерантная» у всех древесных видов.

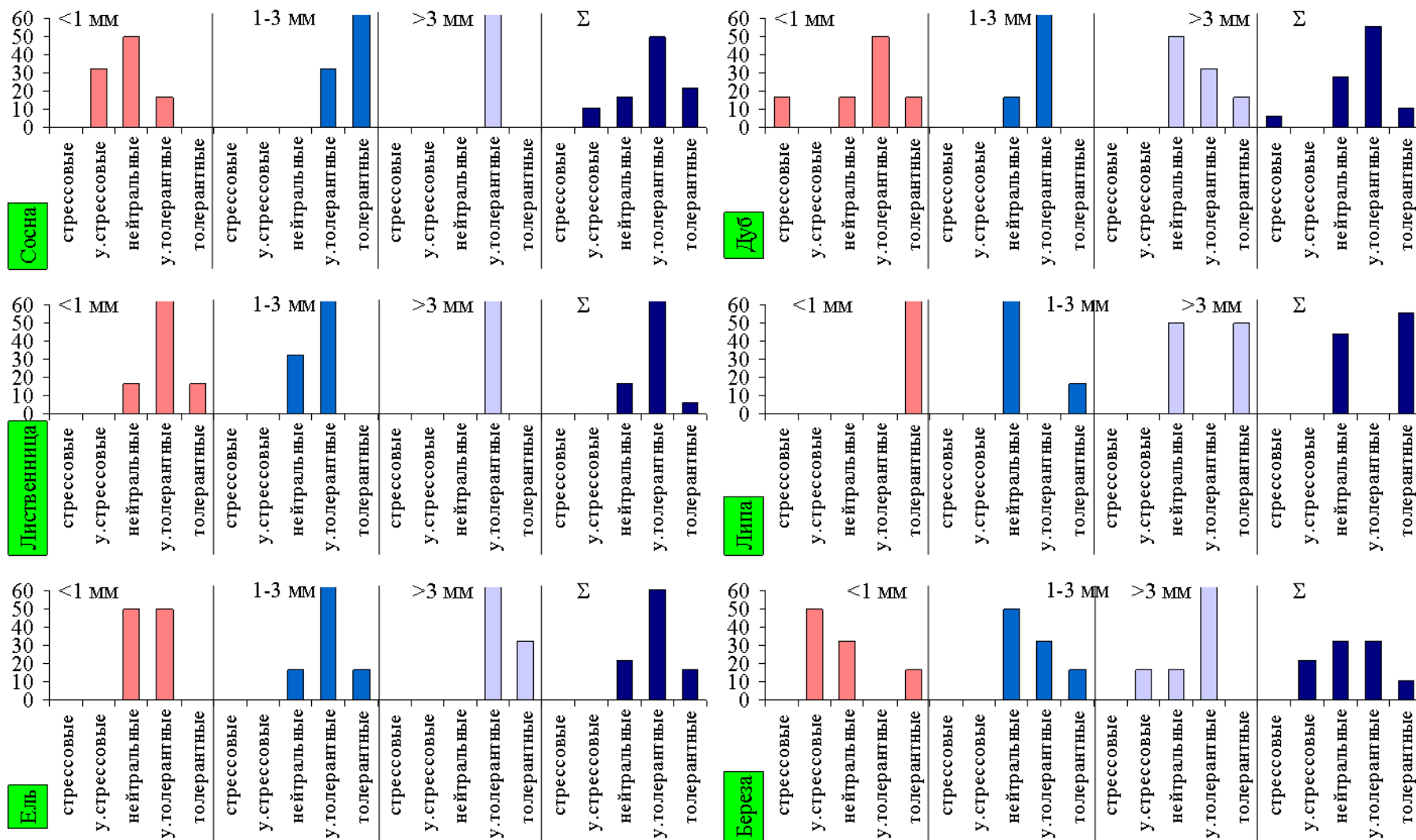


Рисунок 3.8.4. Адаптивные реакции корневых систем древесных видов в условиях УПЦ (в долях от 100%). Условные обозначения: <1 мм – корневые системы диаметром до 1 миллиметра, 1-3 мм – корневые системы диаметром 1-3 миллиметра, >3 мм – корневые системы диаметром более 3 миллиметров, Σ – корневая система в целом, у.стрессовые – умеренно-стрессовые адаптивные реакции, у.толерантные – умеренно-толерантные адаптивные реакции.

Однако, несмотря на контрастное проявление относительной независимости адаптивных реакций на различных иерархических уровнях, результирующая адаптивная стратегия всегда четко выделяется преобладающей модой из совокупности адаптивных реакций (рис. 3.8.1-3.8.3). Так, результирующие адаптивные стратегии к промышленному загрязнению сосны, лиственницы и дуба характеризуются как «толерантные», ель и березы – как «нейтральные», а липа характеризуется «стрессовой» адаптивной стратегией. Следовательно, в условиях углеводородного загрязнения сосна, лиственница и дуб характеризуются высоким адаптивным потенциалом, липа – низким, ель и береза занимают промежуточное положение. Из всех рассчитанных коэффициентов наилучшим описанием наблюдаемых распределений между иерархическими уровнями характеризуется среднеквадратическое отклонение. По степени согласованности адаптивных реакций между иерархическими структурно-функциональными уровнями древесные виды образуют ряд уменьшения (табл. 3.8.1): береза > липа > лиственница > ель > сосна > дуб. Из всех коэффициентов, характеризующих меры разнообразия, для описания степени согласованности адаптивных реакций в пределах иерархических уровней лучше всего подходит коэффициент равномерности, а между иерархическими уровнями – среднеквадратическое отклонение.

Следует отметить, что характер проявления адаптивных реакций на различных иерархических структурно-функциональных уровнях не зависит от принадлежности видов к хвойным или лиственным древесным видам – одинаковых, или приблизительно одинаковых тенденций выделить не представляется возможным, характер проявления адаптивных реакций всегда видоспецифичен.

### **Выводы**

1. Показана относительная независимость адаптивных реакций на промышленное загрязнение, проявляющихся на разных иерархических уровнях структурно-функциональной организации древесного растения и между иерархическими уровнями, а также видоспецифичность характера их проявления.

2. Выявлены адаптивные стратегии древесных видов к промышленному загрязнению: сосна, лиственница и дуб характеризуются «толерантной», ель и береза – «нейтральной», липа – «стрессовой» адаптивными стратегиями. При этом сосна, лиственница и дуб характеризуются высоким адаптивным потенциалом, липа – низким, ель и береза занимают промежуточное положение.

3. Наибольшей степенью согласованности адаптивных реакций в пределах иерархических уровней характеризуются показатели жизненного состояния древостоев и корневые системы, наименьшей – параметры водного обмена хвои/листьев. По степени согласованности адаптивных реакций между иерархическими структурно-функциональными уровнями древесные виды образуют ряд уменьшения: береза > липа > лиственница > ель > сосна > дуб.

4. Из всех коэффициентов, характеризующих меры разнообразия, для описания степени согласованности адаптивных реакций в пределах иерархических уровней лучше всего подходит коэффициент равномерности, а между иерархическими уровнями – среднеквадратическое отклонение.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия наблюдается масштабное загрязнение окружающей среды, которое наряду с нарастанием стрессов, вызванных изменением климата, приводит к усилению интенсивности действия химических факторов. Как наземные, так и водные растения подвергаются воздействию многочисленных загрязняющих веществ, которые производятся в результате активной производственной деятельности человека. В частности, возрастает негативное действие на растения стресса, индуцируемого действием таких загрязнителей, как углеводороды. Особенно негативно их действие может проявиться в комбинации с другими стрессорами: температура и влажность воздуха, свет высокой интенсивности, засуха, почвенное плодородие, влажность почвы, засоление, время дня и вегетационного периода и т.д. Важность выявления толерантности растений в условиях конкретного загрязнения обоснована противоречиями в сведениях по общей и специфической газоустойчивости видов, приводимых в научных публикациях. Исследования в различных географических и промышленных районах показали, что устойчивость растений к загрязнению атмосферы различными вредными веществами – сложное экологическое явление. Причины различной реакции таксонов даже на один и тот же вид загрязнения воздуха могут зависеть от многих факторов: расстояния от источника эмиссий вредных примесей и их интенсивности, времени суток, климатических условий, от физико-географических условий района, обеспеченности элементами питания (Илькун, 1971, 1978; Кулагин, 1974; Николаевский, 1983; Тарабрин, 1984, 1990; Гетко, 1989; Ланкин, 2016; Huang et al., 1993).

ПАУ относятся к одним из самых распространенных в природе стойких органических поллютантов, которые присутствуют как в атмосфере в газообразной и твердой фазах, так и в почве и в водной среде, многие из них являются токсичными, канцерогенными и/или мутагенными, тератогенными и иммуносупрессивными (Huang et al., 1993; De Kok et al., 2005; Desalme et al., 2013). Углеводороды предельного и непредельного ряда, имеющие наибольший удельный вес в общем выбросе нефтехимических предприятий, не обладают

большой токсичностью, однако принимают активное участие в образовании биологически активных веществ, наносящих вред биоте. Следует учитывать, что растительность обладает избирательной способностью по отношению к вредным примесям и, соответственно, различной устойчивостью к ним (Никитин, Любарский, 1980; Серебрякова и др., 2017).

Углеводороды достаточно широко распространены в природе, в основном как результат промышленной деятельности человека. Основной антропогенный источник ПАУ в окружающей среде – это пиролиз органических веществ в результате неполного сжигания различных материалов. Источниками поступления ПАУ в окружающую среду являются промышленные выбросы, которые образуются при работе коксохимических и нефтеперерабатывающих заводов, отходы транспорта и сжигание отходов. Также источниками могут быть продукты неполного сгорания или пиролиза топлив, таких как бензин, уголь, дерево, газ и т. д. (Геннадиев и др., 2015; Huang et al., 1993; Wilcke, 2000; Nadal et al., 2004; Johnsen, Karlson, 2007; Belis et al., 2011).

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 (Маслов, 1980). Чем большее число механизмов адаптации используется растением одновременно на самых разных уровнях, тем более устойчив организм к действию токсических ингредиентов (Тарабрин, 1984). Лесные фитоценозы в зоне повышенных антропогенных нагрузок характеризуются увеличением емкости биологического круговорота органического вещества, что способствует повышению их устойчивости (Сидорович, Гетко, 1979). Не каждый стресс обязательно негативен для деревьев, но может вместо этого вызвать повышенную устойчивость к стрессу. Кратковременная стрессовая реакция может не совпадать с длительным изменением жизненного состояния деревьев, поэтому изменения должны интерпретироваться с долгосрочной точки зрения (Kozlowsky, Pallardi 2002).

Нашими исследованиями установлена экологическая видоспецифичность

хвойных и лиственных древесных лесообразователей по отношению к углеводородному загрязнению в условиях Предуралья. Полученные результаты согласуются с тезисами об экологической видоспецифичности и популяционной неоднородности видов, что необходимо учитывать при оценке состояния древостоев и прогнозировании их устойчивости и продуктивности в условиях промышленного загрязнения.

Углеводородное загрязнение способствует проявлению видоспецифических реакций у древесных видов, вызывая усиление ксероморфности одних морфологических параметров ассимиляционного аппарата и ослабление других. По степени усиления ксероморфности ассимиляционного аппарата исследуемые виды образуют ряд: ель < сосна < дуб < лиственница < липа < береза. В целом лиственным древесным видам характерна большая степень ксероморфности ассимиляционного аппарата, чем хвойным. Из всех исследованных видов только береза характеризуется «стрессовой» адаптивной реакцией морфологических параметров вегетативных органов, остальные древесные виды проявляют поливариантность, но с определенной долей условности можно отметить, что лиственница и липа тяготеют к «нейтральной» адаптивной реакции, а сосна, ель и дуб – к «толерантной».

Хвоя и листья древесных видов характеризуются высоким ОСВ и низким ДВН, эти показатели не достигают критических повреждающих значений, что свидетельствует об их устойчивости к действию техногенных факторов, однако ИТ является наиболее подверженным параметром к действию внешних стрессовых факторов среды. У лиственных лесообразователей в условиях загрязнения наблюдается увеличение ОСВ и снижение ДВН относительно контроля, у сосны такая реакция проявляется только во второй половине вегетационного периода, а для лиственницы и ели невозможно сделать четкого вывода о влиянии загрязнения на эти показатели. В условиях загрязнения наблюдается значительное увеличение ИТ относительно контроля у сосны, лиственницы и дуба, в то время как у липы выявлено ее значительное и достоверное подавление, а у ели и березы невозможно сделать четкого вывода о



влиянии загрязнения на ИТ хвои и листьев. У всех древесных видов нарушена суточная и вегетационная динамика ОСВ, ДВН и ИТ. Выявлены адаптивные реакции водного обмена хвои и листьев лесообразователей в ответ на углеводородное загрязнение: «стрессовая» – сосна, ель, дуб, липа, береза, «толерантная» – лиственница.

Оценка реакции пигментов фотосинтеза на воздействие промышленного загрязнения показала, что все древесные виды характеризуются индивидуальной видоспецифической реакцией, однако с некоторой долей условности можно выделить некоторые общие адаптивные реакции: увеличение содержания всех пигментов – береза; уменьшение содержания всех пигментов – лиственница; увеличение содержания хлорофиллов и уменьшение содержания каротиноидов – сосна, липа; уменьшение содержания хлорофиллов и увеличение содержания каротиноидов – ель, дуб. За исключением липы, хвоя и листья лесообразователей характеризуются стабильностью соотношения «Хл  $a$  / Хл  $b$ », однако соотношение «(Хл  $a$  + Хл  $b$ ) / Каротиноиды» выявляет следующие закономерности: у хвойных лесообразователей в условиях загрязнения относительно контроля увеличивается доля хлорофиллов  $a$  и  $b$  на фоне уменьшения доли каротиноидов, а у лиственных лесообразователей, напротив, увеличивается доля каротиноидов на фоне уменьшения долей хлорофиллов  $a$  и  $b$ . Сосна и липа отнесены к видам со «стрессовой» адаптивной реакцией пигментного комплекса, лиственница – «умеренно-стрессовой», дуб и береза – «нейтральной», ель – «умеренно-толерантной». Лиственница и липа характеризуются большей фотосинтетической активностью – количественное содержание всех исследуемых пигментов у них существенно превышает содержание пигментов у «сосны и ели» и у «дуба и березы», однако их пигментный комплекс более чувствителен к промышленному загрязнению.

В хвое и листьях древесных видов только Cd накапливается в концентрациях, иногда в 2 раза превышающих пороговые, содержание Fe, Cu, Zn, Pb находится в норме, причем избыточное накопление Cd подавляет поступление Zn, находящегося близко к границе дефицита. В условиях загрязнения у

лиственницы и всех лиственных пород наблюдается увеличение содержания Cu, Fe, Zn, Pb и уменьшение содержания Cd, у ели увеличивается содержание только Zn и Pb и уменьшается содержание остальных ТМ, а у сосны увеличивается содержание всех ТМ кроме Cu. Оценка транслокации ТМ из почвы в хвою/листья показала, что все древесные виды являются «исключателями» Fe и Pb и «аккумуляторами» Cd и Zn, а в отношении Cu лиственница и дуб – «аккумуляторы», липа и береза – «индикаторы», сосна и ель – «исключатели». В целом лиственные древесные виды накапливают ТМ гораздо больше, чем хвойные, что позволяет рекомендовать их для озеленения вокруг промышленных центров с высоким уровнем загрязнения ТМ. При этом ель отнесена к видам со «стрессовой» адаптивной реакцией к накоплению ТМ, сосна – «умеренно-толерантной», лиственница, дуб, липа и береза – «толерантной».

Углеродное загрязнение стимулирует увеличение радиального прироста стволовой древесины у хвойных видов, причем у ели и лиственницы начиная с генеративного периода, а у сосны на протяжении всего онтогенеза; у лиственных видов наблюдается подавление прироста, причем у березы начиная с генеративного периода, а у дуба и липы на протяжении всего онтогенеза. При этом у сосны и дуба сокращается длительность онтогенетических периодов, у ели и липы не изменяется, а у лиственницы и березы, напротив, увеличивается. Изменяется характер накопления древесины: у сосны ускоряется период наступления снижения продуктивности древесины, у ели и лиственницы отдалляется, у лиственных видов смещений не наблюдается. Периоды снижения объемов выбросов загрязняющих веществ сопровождаются синхронными всплесками прироста у сосны, ели, березы и липы, однако прирост лиственницы и дуба никак не отреагировал на данный фактор. У всех хвойных и лиственных видов в условиях загрязнения повышается чувствительность прироста к действию стрессовых факторов, при этом чувствительность к климатическим сигналам низкая, корреляционная связь с температурой, осадками и числами Вольфа «слабая» и «очень слабая», чувствительность к периодам обильного плодоношения проявляется только у дуба, а вспышки инвазий хвое- и

листогрызущих насекомых оказывают значительное влияние только на прирост лиственных пород. Самым значимым фактором для прироста сосны, лиственницы и липы является промышленное загрязнение, а для прироста ели, дуба и березы – сумма летних температур, остальные факторы являются менее значимыми и создают ряды возрастания, не имеющие каких-либо четких закономерностей. Дендрохронологические характеристики сосны тяготеют к «стрессовым» реакциям на углеводородное загрязнение, липы – к «нейтральным», дуба – к «умеренно-толерантным», лиственницы, ели и березы – к «толерантным».

У всех хвойных видов в условиях загрязнения увеличивается корненасыщенность почвенного профиля всеми фракциями корней, однако у лиственных видов нет возможности выделить единую тенденцию. Перераспределение фракционного состава в условиях загрязнения относительно контроля, а также характер распределения фракций корневых систем по почвенному профилю являются видоспецифичным и выделить общие тенденции для отдельно взятой фракции, для отдельно взятого древесного вида или дать сравнение между древесными видами затруднительно. Корневые системы сосны, липы и березы характеризуются тесными корреляционными связями с содержанием металлов в почве, а корневые системы лиственницы, ели и дуба характеризуются средней теснотой корреляционных связей, при этом наиболее значимыми факторами для корневых систем сосны, ели и дуба являются Cu и Fe, для лиственницы – Pb и Fe, для липы – Cd и Zn, для березы – Cd и Fe. В целом, Fe является наиболее значимым фактором для корневых систем практически всех древесных видов, за исключением липы. По отношению к промышленному загрязнению у корневых систем изученных древесных видов наиболее типичными являются «умеренно-толерантная» и «толерантная» адаптивные реакции, а по отношению к ТМ наиболее типичной является «умеренно-толерантная» адаптивная реакция.

Промышленное загрязнение вызывает снижение жизненного состояния древостоев, значительное у сосны, лиственницы, дуба, и менее значительное у ели, липы и березы. По степени ухудшения жизненного состояния древесные виды

образуют ряд снижения: береза > ель > липа > лиственница > дуб > сосна. Основным диагностическим признаком, ухудшающим жизненное состояние древостоев, является густота кроны, меньшему влиянию подвергаются наличие мертвых сучьев в кроне и повреждение хвои/листвы. В целом адаптивные реакции по изменению жизненного состояния в ответ на промышленное загрязнение у сосны, лиственницы и дуба оцениваются как «стрессовые», у ели, липы и березы – как «умеренно-стрессовые».

Для каждого древесного вида показана относительная независимость адаптивных реакций на промышленное загрязнение, проявляющихся на всех иерархических уровнях структурно-функциональной организации древесного растения и между иерархическими уровнями, а также видоспецифичность характера их проявления. Выявлены адаптивные стратегии древесных видов к промышленному загрязнению: сосна, лиственница и дуб характеризуются «толерантной», ель и береза – «нейтральной», липа – «стрессовой» адаптивными стратегиями. При этом сосна, лиственница и дуб характеризуются высоким адаптивным потенциалом, липа – низким, ель и береза – средним. Наибольшей степенью согласованности адаптивных реакций в пределах иерархических уровней характеризуются показатели жизненного состояния древостоев и корневые системы, наименьшей – параметры водного обмена хвои/листьев. По степени согласованности адаптивных реакций между иерархическими структурно-функциональными уровнями древесные виды образуют ряд уменьшения: береза > липа > лиственница > ель > сосна > дуб.

В главе «3.5. Дендрохронологические исследования» показано, что в течение онтогенеза у всех древесных видов наблюдаются периоды наибольшей чувствительности радиального прироста к комплексу стрессовых факторов, и периоды наименьшей чувствительности. Например у сосны в условиях загрязнения наблюдается поступательное уменьшение чувствительности прироста к стрессовым факторам в течение онтогенеза в ряду: вегетативно-генеративный > генеративный > синильный; у лиственницы наблюдается обратный порядок уменьшения чувствительности: генеративный<sup>2</sup> > генеративный<sup>1</sup> > вергинильный;

а у дуба порядок уменьшения чувствительности не имеет строгой закономерности: вергинильный<sup>3</sup> > генеративный<sup>2</sup> > генеративный<sup>1</sup> > генеративный<sup>3</sup> > вергинильный<sup>2</sup>. Это дает основание полагать, что в течение онтогенеза у древесных видов происходит «перестройка» адаптивного потенциала и, как следствие, смена адаптивных стратегий. Логично предположить, что в периоды повышенной чувствительности прироста к стрессовым факторам древесные виды характеризуются «стрессовой» адаптивной стратегией и низким адаптивным потенциалом, а в периоды наименьшей чувствительности – «толерантной» адаптивной стратегией и высоким адаптивным потенциалом. Однако, данная гипотеза требует отдельных исследований в онтогенетическом аспекте.

## ВЫВОДЫ

1. Дана сравнительная эколого-биологическая характеристика лесообразователей Предуралья в условиях нефтехимического загрязнения, которая согласуется с тезисами об экологической видоспецифичности и популяционной неоднородности видов. Видоспецифичность древесных видов показана через комплекс «специфических» и «неспецифических» адаптивных реакций:

– наибольшей ксероморфностью морфологических параметров ассимиляционного аппарата и побегов характеризуется береза, по степени усиления ксероморфности остальные виды образуют ряд: ель < сосна < дуб < лиственница < липа. Лиственным видам характерна бóльшая степень ксероморфности, чем хвойным. Морфологические параметры березы характеризуются «стрессовой» адаптивной реакцией, лиственницы и липы – «нейтральной», сосны, ели и дуба – «толерантной»;

– выявлено нарушение баланса между параметрами водного обмена хвои и листьев и нарушение их (параметров) суточной и вегетационной динамики, при этом наиболее подверженной действию стрессовых факторов является интенсивность транспирации. «Стрессовые» адаптивные реакции параметров водного обмена выявлены у сосны, ели, дуба, липы и березы, «толерантная» – у лиственницы;

– береза характеризуется увеличением содержания всех пигментов фотосинтеза, лиственница – уменьшением, сосна и липа – увеличением доли хлорофиллов и уменьшением каротиноидов, ель и дуб – уменьшением доли хлорофиллов и увеличением каротиноидов. Виды характеризуются стабильностью соотношения «Хл *a* / Хл *b*», но соотношение «(Хл *a* + Хл *b*) / Кар» увеличивается у хвойных и снижается у лиственных. Пигментный комплекс сосны и липы проявляет «стрессовую» адаптивную реакцию, лиственницы – «умеренно-стрессовую», дуба и березы – «нейтральную», ели – «умеренно-толерантную». Фотосинтетическая активность лиственницы и липы выше, чем у остальных видов, но их пигментный комплекс более чувствителен к загрязнению;

– в условиях загрязнения в хвое/листьях лесобразователей увеличивается накопление ТМ, причем накопление Cd иногда в 2 и более раза превышает область избыточных концентраций, что подавляет поступление Zn, находящегося на границе дефицита. По отношению к транслокации ТМ из почвы в хвою/листья все виды являются «исключателями» Fe и Pb и «аккумуляторами» Zn и Cd, в отношении Cu лиственница и дуб – «аккумуляторы», липа и береза – «индикаторы», а сосна и ель – «исключатели». Ель характеризуется «стрессовой» адаптивной реакцией к накоплению ТМ, сосна – «умеренно-толерантной», лиственница, дуб, липа и береза – «толерантной». Лиственные породы накапливают ТМ значительно больше, чем хвойные;

– выявлено увеличение радиального прироста стволовой древесины у хвойных видов, подавление у лиственных, и повышение чувствительности прироста к действию стрессовых факторов у всех видов, причем влияние техногенного фактора на прирост выше, чем остальных абиотических и биотических факторов. При этом у сосны и дуба сокращается длительность онтогенетических периодов, у лиственницы и березы увеличивается, у ели и липы не изменяется. У сосны ускоряется период наступления снижения продуктивности древесины, у ели и лиственницы отдалается, у лиственных видов смещений не наблюдается. Дендрохронологические характеристики сосны тяготеют к «стрессовым» адаптивным реакциям, липы – к «нейтральным», дуба – к «умеренно-толерантным», лиственницы, ели и березы – к «толерантным»;

– у хвойных видов наблюдается увеличение корненасыщенность почвенного профиля всеми фракциями корней (поглощающими, проводящими и скелетными), но у лиственных видов реакции корневых систем видоспецифичны и нет возможности выделить единую тенденцию. Характер распределения фракций корневых систем по почвенному профилю, а также перераспределение фракционного состава в условиях загрязнения относительно контроля из общей корневой массы у всех видов являются видоспецифичными и выделить общие тенденции для отдельно взятой фракции, для отдельно взятого вида или дать сравнение между видами затруднительно. Корневые системы сосны, лиственницы,

ели и дуба характеризуются «умеренно-толерантной» адаптивной реакцией, липы – в равной степени «нейтральной» и «толерантной», березы – в равной степени «нейтральной» и «умеренно-толерантной».

– выявлено снижение жизненного состояния древостоев, значительное у сосны, лиственницы, дуба, и менее значительное у ели, липы и березы. По степени ухудшения жизненного состояния виды образуют ряд: береза>ель>липа>лиственница>дуб>сосна. Адаптивные реакции параметров жизненного состояния у сосны, лиственницы и дуба оцениваются как «стрессовые», у ели, липы и березы – «умеренно-стрессовые».

2. Показаны адаптивные стратегии и адаптивный потенциал исследованных древесных видов к углеводородному загрязнению: 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.

3. Для каждого древесного вида показана относительная независимость адаптивных реакций на каждом иерархическом структурно-функциональном уровне и относительная независимость адаптивных реакций между иерархическими уровнями.

4. Наибольшей степенью согласованности адаптивных реакций в пределах иерархических структурно-функциональных уровней характеризуются показатели жизненного состояния древостоев и корневые системы, 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.

5. Из всех коэффициентов, характеризующих меры разнообразия, для описания степени согласованности адаптивных реакций в пределах иерархических уровней лучше всего подходит коэффициент равномерности, а между иерархическими уровнями – среднеквадратическое отклонение.

6. Уточнено определение адаптивной стратегии древесных видов к



техногенезу. Разработаны и реализованы на примере лесообразователей Предуралья в условиях нефтехимического загрязнения классификация адаптивных реакций и адаптивных стратегий и методические подходы к определению адаптивных реакций и адаптивных стратегий древесных видов к техногенезу.

Адаптивную стратегию древесного вида к техногенному фактору следует рассматривать 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 популяции.

Предлагается различать следующие адаптивные реакции и адаптивные стратегии:

**Стрессовые** – при низком адаптивном потенциале совокупность адаптивных реакций направлена на активное ограничение влияния стрессового фактора, затрачивая значительные энергетические ресурсы;

**Умеренно-стрессовые** – незначительное и недостоверное проявление адаптивных реакций, направленных на ограничение влияния стрессового фактора;

**Нейтральные** – отсутствие реакций при влиянии стрессового фактора;

**Умеренно-толерантные** – возрастающий адаптивный потенциал позволяет незначительно и недостоверно 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.

7. Полученные данные могут стать основой прогнозных оценок дальнейшего выполнения древостоями своих защитных, санитарно-гигиенических и средостабилизирующих функций, а также прогноза успешности лесоразведения, лесовосстановительных и лесорекультивационных работ на нарушенных территориях.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Achadul, O. J. Assessment of heavy metals (Pb, Cd, Zn and Cu) concentrations in soils along a major highway in Wukari, North-Eastern Nigeria / O. J. Achadul, E. E. Goler, O. O. Ayejuyo, O. O. Olaoye, O. I. Ochimana – Text: direct // Journal of Biodiversity and Environmental Sciences. – 2015. – Vol. 6, No. 2. – P. 1-7.

Agbaire, P. O. Air Pollution Tolerance Indices (APTI) of some plants around Erhoike-Kokori oil exploration site of Delta State, Nigeria / P.O. Agbaire – Text: direct // International Journal of Physical Sciences. – 2009. – Vol. 4. – P. 366-368.

Agbaire, P. O. Air Pollution tolerance indices (apti) of some plants around Otorogun Gas Plant in Delta State, Nigeria / P. O. Agbaire, E. Esiefarienrhe – Text: direct // Journal of Applied Sciences and Environmental Management. – 2009. – Vol. 13, Iss. 1. – P. 11-14.

Albrechtová, P. A comparative study of above- and below-ground parameters of healthy and declining young Norway spruce trees in a mountain area affected by air pollution / P. Albrechtová, O. Mauer, R. Gebauer, V. Hurt, D. Kacálek – Text: direct // Scandinavian Journal of Forest Research. – 2017. – Vol. 32, Iss. 6. – P. 481-487.

Areington, C. A. The utility of biochemical, physiological and morphological biomarkers of leaf sulfate levels in establishing *Brachylaena discolor* leaves as a bioindicator of SO<sub>2</sub> pollution / C. A. Areington, B. Varghese, N. Serphen – Text: direct // Plant Physiology and Biochemistry. – 2017. – Vol. 118. – P. 295-305.

Armolaitis, K. Nitrogen pollution on the local scale in Lithuania: vitality of forest ecosystems / K. Armolaitis – Text: direct // Environmental Pollution. – 1998. – Vol. 102, Iss. 1, Supp. 1. – P. 55-60.

Asylbaev, I. Temporal change of soil chemical properties in the southern forest-steppe of the Ufa region of the Republic of Bashkortostan, Russia / I. Asylbaev, I. Khabirov, A. Khasanov, I. Gabbasova, T. Garipov – Text: direct // Journal of Water and Land Development. – 2020. – No. 44 (I–III) – P. 8-12.

Baker, A. J. M. The evolutionary basis of cadmium tolerance in higher plants / A. J. M. Baker, K. Ewart, G. A. F. Hendry, P. C. Thorpe, P. L. Walker – Text: direct // 4th International Conference on «Environmental contamination», Barcelona, Spain,

October 1-4, 1990. – Barcelona, 1990. – P. 23-29.

Baker, D. E. Chemical monitoring of soil for environmental quality animal and health / D. E. Baker, L. Chesin – Text: direct // *Advances in Agronomy*. – 1975. – Vol. 27 – P. 306-366.

Baker, J. Acidity of open and intercepted in forest and effects on forest soils in Alberta, Canada / J. Baker, D. Hocking, M. Nyborg – Text: direct // *Proceedings of the first international symposium on «Acid Precipitation and the Forest Ecosystem»*, Columbus, Ohio, USA, May 12-15, 1975. – Columbus: Ohio State University 1975. – P. 779-790.

Barley, K. P. Influence of soil strength on growth of roots / K. P. Barley // *Soil Science*. – 1963. – No. 96 – P. 175-180.

Barniak, J. The Tree-Ring Method of Estimation of the Effect of Industrial Pollution on Pine (*Pinus sylvestris* L.) Tree Stands in the Northern Part of the Sandomierz Basin (SE Poland) / J. Barniak, M. Krapiec – Text: direct // *Water Air and Soil Pollution*. – 2016. – Vol. 227, Iss. 5. – P. 166.

Bauch, J. Biological alterations in stem and root fir and spruce due to pollution influence / J. Bauch, W. Schroder – Text: direct // *Forest Central blatt*. – 1982. – No. 1. – P. 195-206.

Bengtsson, B. Influence of aluminium and nitrogen on uptake and distribution of minerals in beech roots (*Fagus sylvatica*) / B. Bengtsson – Text: direct // *Vegetatio*. – 1992. – No. 1. – P. 35-41.

Bing, L. A Comparative Study of the Contents of Cadmium and Chromium in Leaves of Seventeen Kinds of Road Greening Trees / L. Bing, Y. Zhou, Y. Li, K. M. Al Azzam, H. Y. Aboul-Enein – Text: direct // *World Journal of Analytical Chemistry*. – 2015. – Vol. 3, No. 1A. – P. 1-5.

Boggie R. Water-table depth and oxygen content of deep peat in relation to root growth of *Pinus contorta* roots / R. Boggie – Text: direct // *Plant and soil*. – 1977. – Vol. 48, No. 2. – P. 447-454.

Brasier, C. M. European oak declines and global warming: A theoretical assessment with special reference to the activity of *Phytophthora cinnamoni* / C. M.

Brasier, J. K. Scott – Text: direct // Bulletin OEPP. – 1994. No. 1. – P. 221-232.

Brown, P. H. Form and function of zinc in plants / P. H. Brown, I. Cakmak, Q. Zhang – Text: direct // Zinc in soil and plants. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1993. – P. 93-106.

Brunner, I. Heavy metal accumulation and phytostabilisation potential of tree fine roots in a contaminated soil / I. Brunner, J. Luster, M. S. Günthardt-Goerg, B. Frey – Text: direct // Environmental Pollution. – 2008. – Vol. 152. – P. 559-568.

Carnol, M. Impacts of (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> deposition on Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) roots / M. Carnol, P. Cudlin, P. Ineson – Text: direct // Water, Air and Soil Pollution. – 1999. – No. 1-2. – P. 11-120.

Celik, S. Carolina poplar (*Populus* × *canadensis* Moench) as a biomonitor of trace elements in Black sea region of Turkey / S. Celik, E. Yucel, S. Celik, S. Gucl, M. Ozturk – Text: direct // Journal of Environmental Biology. – 2010. – V. 31. – P. 225-232.

Čermák, J. Sezonní prubén transpirachino proudu a spotřeba vody u dubu (*Quercus robur* L.) v luzním lese / J. Čermák, J. Kučera – // Zb. ref. z 3-go Ziazdu Slov. bot. spoločn. pri SAV, Zvolen, 1980. – Zvolen-Bratislava, 1980. – P. 233-238.

Chapla, J. Metabolic responses of tropical trees to ozone pollution / J. Chapla, J. A. Kamalakar – Text: direct // Journal of Environmental Biology. – 2004. – No. 25. – P. 287-290.

Chaudhary, I. J. Dust pollution: Its removal and effect on foliage physiology of urban trees / I. J. Chaudhary, D. Rathore – Text: electronic // Sustainable Cities and Society. – 2019. – Vol. 51. – Article 101696.

Chelli-Chaaboimi, A. Mechanisms and Adaptation of Plants to Environmental Stress: A Case of Woody Species / A. Chelli-Chaaboimi – Text: direct // Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environment. A. Parvaiz, R. W. Mohd (Eds.). – New York: Springer-Verlag New York Inc., 2013. – P. 1-18.

Chen, S. Quantitative X-ray microanalysis of hydrogen peroxide within plant cells / S. Chen, A. Olbrich, R. Langenfeld-Heysler, E. Fritz, A. Polle – Text: direct //

Microscopy Research and Technique. – 2009. – Vol. 72, Iss. 1. – P. 49-60.

Clemens, S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants / S. Clemens – Text: direct // Biochimie. – 2006. – Vol. 88, Iss. 11. – P. 1707-1719.

Cobbett, C. S. Phytochelatins and their roles in heavy metal detoxification / C. S. Cobbett – Text: direct // Plant Physiology. – 2000. – Vol. 123, Iss. 3. – P. 825-832.

Cudlín, P. Fine roots and ectomycorrhizas as indicators of environmental change / P. Cudlín, B. Kieliszewska-Rojucka, M. Rudawska, T. Grebenc, O. Alberton, T. Lehto, M. R. Bakker, I. Børja, B. Konôpka, T. Leski – Text: direct // Plant Biosystems. – 2007. – Vol. 141. – P. 406-425.

DalCorso, G. How plants cope with cadmium: staking all on metabolism and gene expression / G. DalCorso, S. Farinati, S. Maistri, A. Furini – Text: direct // Journal of Integrative Plant Biology. – 2008. – Vol. 50, Iss. 10. – P. 1268-1280.

Dalvi, A. A. Response of plants towards heavy metal toxicity: an overview of avoidance, tolerance and uptake mechanism / A. A. Dalvi, S. A. Bhalerao – Text: direct // Annals of Plant Sciences. – 2013. – Vol. 2, Iss. 9. – P. 362-368.

Danek, M. The influence of industry on Scots Pine stands in the south-eastern part of the Silesia-Krakow Upland (Poland) on the basis of dendrochronological analysis / M. Danek – Text: direct // Water Air Soil Pollution. – 2007. – Vol. 185. – P. 265-277.

Das, K. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS scavengers during environmental stress in plants / K. Das, A. Roychoudhury – Text: direct // Frontiers in Environmental Science. – 2014. – Vol. 2, Iss. 53. – P. 1-13.

Das, S. Seasonal Variation in Air Pollution Tolerance Indices and Selection of Plant Species for Industrial Areas of Rourkela / S. Das, P. Prasad – Text: direct // Indian Journal of Environmental Protection. – 2010. – Vol. 30, No. 12. – P. 978-988.

Devi, E. L. Adaptation Strategies and Defence Mechanisms of Plants During Environmental Stress / E. L. Devi, S. Kumar, T. B. Singh, S. K. Sharma, A. Beemrote, C. P. Devi, S. K. Chongtham, C. H. Singh, R. A. Yumlembam, A. Haribhushan, N. Prakash, S.H. Wani – Text: direct // Medicinal Plants and Environmental Challenges. M. Ghorbanpour, A. Varma (eds.). – Cham: Springer International Publishing, 2017. – P. 359-413.

Dineva, S. B. Comparative studies of the leaf morphology and structure of white ash *Fraxinus americana* L. and London plane tree *Platanus acerifolia* Willd growing in polluted area / S. B. Dineva – Text: direct // Dendrobiology. – 2004. – Vol. 52. – P. 3-8.

Donița, N. Transpirația la puietii unor specii lemnoase din pădurile amestecate ale podisului Babadag in corelație cu factorii de mediu / N. Donița. – Text: direct // Contrib bot. Grăd. bot. Univ. – Cluj, 1967. – P. 119-124.

Doudell, R. G. The photosynthetic capacity of pea leaves with a controlled chlorophyll formation / R. G. Doudell, A. D. Dobge – Text: direct // Planta. – 1970. – Vol. 94, No 4. – P. 282-290.

Duan, J. Response of gas-exchange characteristics and chlorophyll fluorescence to acute sulfur dioxide exposure in landscape plants / J. Duan, B. Fu, H. Kang, Z. Song, A. Wei – Text: direct // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2019. – Vol. 171, Iss. 30. – P. 122-129.

Duszyński, F. The record of air pollution in tree rings / F. Duszyński – Text: direct // Przegląd Geograficzny. – 2014. – Vol. 86, Iss. 3. – P. 317-338.

Effects of Air Pollution on Forest Health and Biodiversity in Forests of the Carpathian Mountains / R. C. Szaro, J. Oszlányi, B. Godzik, A. Bytnerowicz (Eds.). – Amsterdam: IOS Press, 2002. – 319 p. – Text: direct.

Elling, W. Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany / W. Elling, C. Dittmar, K. Pfaffelmoser, T. Rötzer – Text: direct // Forest Ecology and Management. – 2009. – Vol. 257. – P. 1175-1187.

Ferretti, M. Air pollution and environmental chemistry – what role for tree-ring studies? / M. Ferretti, J. L. Innes, R. Jalkanen, M. Saurer, J. Schäffer, H. Spiecker, K. von Wilpert – Text: direct // Dendrochronologia. – 2002. – Vol. 20, Iss. 1-2. – P. 159-174.

Forets, deperissements et pollution atmospherique a longue distance: Resultats de la notation 1992 du reseau C.E.E. en France / Text: direct // Foret privee. – 1993. – Vol. 36, No. 211. – P. 61-63.

Gao, F. Effects of elevated ozone on physiological, anatomical and ultrastructural

characteristics of four common urban tree species in China / F. Gao, V. Calatayud, F. García-Breijo, J. Reig-Armiñana, Z. Feng – Text: direct // *Ecological Indicators*. – 2016. – Vol. 67. – P. 367-379.

García-Sánchez, I. E. Effect of heavy metals and environmental variables on the assimilation of CO<sub>2</sub> and stomatal conductance of *Ligustrum lucidum*, an urban tree from Mexico City / I. E. García-Sánchez, V. L. Barradas, C. A. Ponce de León Hill, M. Esperón-Rodríguez, I. R. Pérez, M. Ballinas – Text: direct // *Urban Forestry & Urban Greening*. – 2019. – Vol. 42. – P. 72-81.

Gates, D. M. Water relations of forest trees / D. M. Gates – Text: direct // *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*. – 1991. – Vol. 29, No. 6. – P. 836-842.

Glavac, V. Die Wurzelkammer, eine einfache Einrichtung zur experimentellen Nachprüfung der Bodentoxizität an ausgewachsenen Bäumen im Freiland / V. Glavac, U. Ebben – Text: direct // *Angewandte Botanik*. – 1986. – No. 1-2. – P. 95-102.

Godek, M. Tree rings as an indicator of atmospheric pollutant deposition to subalpine spruce forests in the Sudetes (Southern Poland) / M. Godek, M. Sobik, M. Błaś, Ż. Polkowska, P. Owczarek, A. Bokwa – Text: direct // *Atmospheric Research*. – 2015. – Vol. 151. – P. 259-268.

Goodman, A. M. Responses of the root systems of sunflower and maize to unidirectional stem flexure / A. M. Goodman, A. R. Ennos – Text: direct // *Annals of Botany*. – 1998. – No. 82. – P. 347-358.

Goodwin, T. W. The biochemistry of the carotenoids. Vol. 1: Plants / T. W. Goodwin. – London, New York: Chapman and Hall, 1980. – 378 p. – Text: direct.

Gorissen, B. A. Effects of ozone and ammonium sulphate on carbon partitioning to mycorrhizal roots of juvenile Douglas fir / B. A. Gorissen, N. N. Joosten, A. E. Jansen – Text: direct // *New Phytol.* – 1991. – No. 1. – P. 243-250.

Gostin, I. N. Air pollution effects on the leaf structure of some Fabaceae species / I. N. Gostin – Text: direct // *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. – 2009. – Vol. 37, Iss. 2. – P. 57-63.

Gowin, T. Chlorophyll and pheophytin content in needles of different age of trees

growing under conditions of chronic industrial pollution / T. Gowin, I. Goral – Text: direct // Acta Societatis. Botanicorum poloniae. – 1977. – Vol. XLVI, No. 1. – P. 151-159.

Grime, J. P. Plant strategies and vegetation processes / J.P. Grime. – Chichester: Wiley and Sons, 1979. – 222 p. – Text: direct.

Guo, J. Overexpressing GSH1 and AsPCS1 simultaneously increase the tolerance and accumulation of cadmium and arsenic in Arabidopsis thaliana / J. Guo, X. Dai, W. Xu, M. Ma – Text: direct // Chemosphere. – 2008. – Vol. 72. – P. 1020-1026.

Hanisch, B. Waldschäden erkennen. Fichte und Kiefer / B. Hanisch, E. Kilz. – Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1990. – 334 p. – Text: direct.

Helmisaari, H. S. Fine-root growth, mortality and heavy metal concentrations in limed and fertilized *Pinus silvestris* (L.) stands in the vicinity of a Cu-Ni smelter in SW Finland / H.S. Helmisaari, K. Makkonen, M. Olsson, A. Viksna, E. Mälkönen – Text: direct // Plant and Soil. – 1999. – Vol. 209. – P. 193-200.

Hermý, M. Capitalists and proletarians (MacLeod, 1884): an early theory of plant strategies / M. Hermý, H. Stieperaete – Text: direct // Oikos. – 1985. – Vol. 44, No 2. – P. 364-366.

Hodson, M. J. Metal toxicity and tolerance in plants / M. J. Hodson – Text: direct // Biochemical Society. – 2012. – Vol. 34, Iss. 5. – P. 28-32.

Hossain, M. A. 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 / M. A. Hossain, P. Piyatida, J. A. Teixeira da Silva, M. Fujita – Text: electronic // Journal of Botany: Open Access. – 2012. – Vol. 2012. – 37 p. Article ID 872875, doi:10.1155/2012/872875

Hossain, M. A. Purification of glyoxalase I from onion bulbs and molecular cloning of its cDNA / M. A. Hossain, M. Fujita – Text: direct // Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry. – 2009. – Vol. 73, Iss. 9. – P. 2007-2013.

Hossain, M. A. Stress-induced changes of methylglyoxal level and glyoxalase I activity in pumpkin seedlings and cDNA cloning of glyoxalase I gene / M. A. Hossain, M. Z. Hossain, M. Fujita – Text: direct // Australian Journal of Crop Science. – 2009. –



Vol. 3, Iss. 2. – P. 53-64.

Innes, J. L. Tree-ring analysis as an aid to evaluating the effects of pollution on tree growth / J. L. Innes, E. R. Cook – Text: direct // Canadian Journal of Forest Research. – 1989. – Vol. 19, Iss. 9. – P. 1174-1189.

Jahan, S. Morphological and anatomical studies on leaves of different plants affected by motor vehicle exhausted / S. Jahan, M. Z. Iqbal – Text: direct // Journal of Islamic Academy of Sciences. – 1992. – Vol. 5. – P. 21-23.

Jahnel, H. Physiologisches uber Einwirkung von Schwefeldioxid auf die Pflanzen / H Jahnel. – Text: direct // Z. Technische Hochschule Dresden. – 1954. – Vol. 4, No. 3. – P. 54-65.

Jakovljević, T. Assessment of Atmospheric Deposition and Vitality Indicators in Mediterranean Forest Ecosystems / T. Jakovljević, A. Marchetto, L. Lovreškov, N. Potočić, I. Seletković, K. Indir, G. Jelić, L. Butorac, Ž. Zgrablić, A. De Marco, G. Simioni, M. Ognjenović, A. J. Tušek – Text: direct // Sustainability. – 2019. – Vol. 11, Iss. 23. – P. 6805.

Jochner, S. The effects of short-and long-term air pollutants on plant phenology and leaf characteristics / S. Jochner, I. Markevych, I. Beck, C. Traidl-Hoffmann, J. Heinrich, A. Menzel – Text: direct // Environmental Pollution. – 2015. – Vol. 206. – P. 382-389.

Joshi, P. C. Air pollution induced changes in the photosynthetic pigments of selected plant species / P. C. Joshi, A. Swami – Text: direct // Journal of Environmental Biology. – 2009. – No 30. – P. 295-298.

Joshi, P. C. Physiological responses of some tree species under roadside automobile pollution stress around city of Haridwar, India / P. C. Joshi, A. Swami – Text: direct // Environmentalist. – 2007. – No. 27. – P. 365-374.

Jyothi, S. J. Evaluation of air pollution tolerance index of selected plant species along roadsides in Thiruvananthapuram, Kerala / S. J. Jyothi, D. S. Jaya – Text: direct // Journal of Environmental Biology. – 2010. – Vol. 31. – P. 379-386.

Kahle, H. Response of roots of trees to heavy metals / H. Kahle – Text: direct // Environmental and Experimental Botany. – 1993. – Vol. 33. – P. 99-119.

Kaplan, A. Contents of trace elements and sulphur in the leaves of deciduous trees along the roads of Zonguldak, Turkey / A. Kaplan, M. Yorgancılar, Y. Özdoğan – Text: direct // Fresenius Environmental Bulletin. – 2009. – Vol. 18, No 7b. – P. 1243-1248.

Khan, A. B. Evaluation of heavy metal and total petroleum hydrocarbon contamination of roadside surface soil / A. B. Khan, S. Kathi – Text: electronic // International Journal of Environmental Science and Technology. – 2014. – DOI 10.1007/s13762-014-0626-8.

Klamerus-Iwan, A. Seasonal variability of leaf water capacity and wettability under the influence of pollution in different city zones / A. Klamerus-Iwan, E. Błońska, J. Lasota, P. Waligórski, A. Kalandyk – Text: direct // Atmospheric Pollution Research. – 2018. – Vol. 9, Iss. 3. – P. 455-463.

Klotz, I. M. Protein Hydration and Behavior / I. M. Klotz – Text: direct // Science. – 1958. – Vol. 128. – P. 815-822.

Kochenderfer, J. Indexes to transpiration by forest trees / J. Kochenderfer, R. Lee – Text: direct // Oecol. plant. – 1973. – Vol. 8, No. 2. – P. 175-184.

Kocon, J. Influence of NO<sub>2</sub> and SO<sub>2</sub> as well as of acid rain of the structure of needles and wood quality of *Abies alba* Mill. Stand / J. Kocon – Text: direct // Annals of Warsaw Agricultural University – SGGWAR Forestry and Wood Technology. – 1990. – No. 40. – P. 75-81.

Koritz, H. G. The physiological action of smog on plants. I. Initial growth and transpiration studies / H. G. Koritz, F. W. Went // Plant physiology. – 1953. – Vol. 28, No. 1. – P. 36-48.

Korzeniowska, J. Testing of Selected Phytoindicators for Assessment of Trace Metals (Cd, Cr, Cu, Ni, Pb and Zn) Traffic Pollution Along The Road Cracow – Zakopane / J. Korzeniowska, E. Panek, A. Baran – Text: direct // Logistyka. – 2014. – Vol. 4. – P. 4486-4495.

Kosiba, P. Biomonitoring of air and reactions of mosses in conditions of pollution with industry emissions / P. Kosiba – Text: direct // Acta Universitatis Wratislaviensis. – 2004. – No. 2714, Prace Botaniczne 80. – 109 p.

Kosiba, P. Disturbances of ionic equilibrium in mosses of contaminated areas / P.

Kosiba, K. Kolon – Text: direct // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. – 2002. – Vol. 71, Iss. 4. – P. 323-328.

Kosiba, P. Variability of morphometric leaf traits in small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill.) under the influence of air pollution / P. Kosiba – Text: direct // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. – 2008. – Vol. 77, Iss. 2. – P. 125-137.

Kozłowski, T. T. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses / T. T. Kozłowski, S. G. Pallardy – Text: direct // *Botanical Review*. – 2002. – Vol. 68, Iss. 2. – P. 270-334.

Kuang, Y. W. Tree-ring growth patterns of Masson pine (*Pinus massoniana* L.) during the recent decades in the acidification Pearl River Delta of China / Y. W. Kuang, F. F. Sun, D. Z. Wen, G. Y. Zhou, P. Zhao – Text: direct // *Forest Ecology and Management*. – 2008. – Vol. 255. – P. 3534-3540.

Kumar, D. Adaptation Strategies of Plants Against Common Inorganic Pollutants and Metals / D. Kumar, S. Kumar, V. Shukla, N. Kumar – Text: direct // *Plant Adaptation Strategies in Changing Environment*. V. Shukla, S. Kumar, N. Kumar (Eds.). – Singapore: Springer Verlag, 2017. – P. 315-328.

Kumar, D. Heavy metal and their regulation in plant system: an overview / D. Kumar, D. P. Singh, S. C. Barman, N. Kumar – Text: direct // *Plant responses to xenobiotics*. – New York: Springer, 2016. – P. 19-38.

Kupper, H. 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 / H. Kupper, A. Mijovilovich, W. Meyer-Klaucke, P.H.M. Kroneck – Text: direct // *Plant Physiology*. – 2004. – Vol. 134. – P. 748-757.

Lakshmi, P. S. Air pollution tolerance index of various plant species growing in industrial areas / P. S. Lakshmi, K. L. Sravanti, N. Srinivas – Text: direct // *The Ecoscan*. – 2008. – Vol. 2(2). – P. 203-206.

Lamoreaux, R. J. Photosynthesis and transpiration of excised silver maple leaves exposed to cadmium and sulphur dioxide / R.J. Lamoreaux, W.R. Chaney – Text: direct // *Environmental Pollution*. – 1978. – Vol. 17, Iss. 4. – P. 259-268.

Lianga, J. Heavy metal in leaves of twelve plant species from seven different areas in Shanghai, China / J. Lianga, H. L. Fangc, T. L. Zhanga, X. X. Wang, Y. D. Liu – Text: direct // *Urban Forestry & Urban Greening*. – 2017. Vol. 27. – P. 390-398.

Liu, C. P. Accumulation and detoxification of cadmium in *Brassica pekinensis* and *B. chinensis* / C. P. Liu, Z. G. Shen, X. D. Li – Text: direct // *Biologia Plantarum*. – 2007. – Vol. 51, Iss. 1. – P. 116-120.

Liu, Y. Variation in air pollution tolerance index of plants near a steel factory: Implications for landscape-plant species selection for industrial areas / Y. Liu, H. Ding – Text: direct // *WSEAS Transactions On Environment And Development*. – 2008. – Vol. 4, Iss. 1. – P. 24-32.

Lorenz, M. Forest condition in Europe. Results of the 2001 large-scale survey. 2002 Technical Report / M. Lorenz, V. Mues, G. Becher, W. Seidling, R. Fischer, D. Langouche, D. Durrant, U. Bartels. – Germany, 2002. – 162 p. – Text: direct.

Lou, L. Q. The copper tolerance mechanisms of *Elsholtzia haichowensis* plant from copper-enriched soils / L. Q. Lou, Z. G. Shen, X. D. Li – Text: direct // *Environmental and Experimental Botany*. – 2004. – Vol. 51. – P. 111-120.

Łuszczynska, K. Reductions in tree-ring widths of silver fir (*Abies alba* Mill.) as an indicator of air pollution in southern Poland / K. Łuszczynska, M. Wistuba, I. Malik – Text: direct // *Environmental & Socio-economic Studies*. – 2018. – Vol. 6, Iss. 3. – P. 44-51.

Lux, A. Differences in structure of adventitious roots in *Salix* clones with contrasting characteristics of cadmium accumulation and sensitivity / A. Lux, A. Šottníková, J. Opatrná, M. Greger – Text: direct // *Physiologia Plantarum*. – 2004. – Vol. 120. – P. 537-545.

Lux, A. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review / A. Lux, M. Martinka, M. Vaculik, P. J. White – Text: direct // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – Vol. 62. – P. 21-37.

MacArthur R.H. The theory of island biogeography / R.H.MacArthur, E.D.Wilson. – New Jersey: Princeton University Press, 1967. – 203 p.

Madejón, P. Long-term biomonitoring of soil contamination using poplar trees:

accumulation of trace elements in leaves and fruits / P. Madejón, L. Ciadamidaro, T. Marañón, J. M. Murillo – Text: direct // International Journal of Phytoremediation. – 2013. – Vol. 15, Iss. 6. – P. 602-614.

Madejón, P. Soil-plant relationships and contamination by trace elements: A review of twenty years of experimentation and monitoring after the Aznalcóllar (SWSpain) mine accident / P. Madejón, M. T. Domínguez, E. Madejón, F. Cabrera, T. Marañón, J. M. Murillo – Text: direct // Science of the Total Environment. – 2018. – Vol. 625. – P. 50-63.

Malhotra, S. S. Effects of sulphur dioxide on biochemical activity and ultrastructural organization of pine needles chloroplasts / S. S. Malhotra / S. S. Malhotra – Text: direct // New Phytologist. – 1976. – No. 2. – P. 239-245.

Malik, I. Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) growth suppression and adverse effects on human health due to air pollution in the Upper Silesian Industrial District (USID), Southern Poland / I. Malik, M. Danek, E. Marchwińska-Wyrwał, T. Danek, M. Wistuba, M. Krąpiec – Text: direct // Water, Air, and Soil Pollution. – 2012. – Vol. 223. – P. 3345-3364.

Malik, R. S. Influence of soil water deficits on root growth of cotton seedlings / R. S. Malik, J. S. Dhankar, N. C. Turner – Text: direct // Plant and soil. – 1979. – Vol. 53, No. 1/2. – P.109-115.

Mansfield, T. A. Interactions between air pollutants and other limiting factors / T. A. Mansfield, P. W. Lucas, E. A. Wright – Text: direct // Air Pollution and Ecosystems: Proc. Intern. Symp. Grenoble. Dordrecht. – 1988. – P. 123-141.

Marshner, H. Zinc uptake from soils / H. Marshner – Text: direct // Zinc in soil and plants. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1993. – P. 59-77.

Mathis, P. The triplet state of B-carotene and of analog polyenes of different length / P. Mathis, J. Kleo – Text: direct // Photobiology. – 1973. – Vol. 18. – P. 343-346.

Matysiak, R. Content of carotenoids in needles of *Pinus sylvestris* L. growing in a polluted area / R. Matysiak – Text: direct // Dendrobiology. – 2001. – No. 46. – P. 39-42.

Matzner, E. Soil changes induced by air pollutant deposition and their implication

for forests in Central Europe / E. Matzner, D. Murach – Text: direct // Water, Air, and Soil Pollution. – 1995. – No. 1. – P. 63-76.

Mauer, O. The role of root system in silver birch (*Betula pendula* Roth.) dieback in the air-polluted area of Krusne hory Mts / O. Mauer, E. Palátová – Text: direct // Journal of Forest Science. – 2003. – No. 5. – P. 191-199.

McLaughlin, S. B. Dendroecological applications in air pollution and environmental chemistry: research needs / S. B. McLaughlin., W. C. Shortle, K. T. Smith – Text: direct // Dendrochronologia. – 2002. – Vol. 20, No. 1-2. – P. 133-157.

Meerabai, G. Effect of industrial pollutants on Physiology of *Cajanus cajan* (L.) – *Fabaceae* / G. Meerabai, Venkata Ramana. C., M. Rasheed – Text: direct // International Journal of Environmental Sciences. – 2012. – Vol. 2, No 4. – P. 1889-1894.

Meinzer, F. C. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies / Meinzer F.C., Clearwater M.J., Goldstein G. – Text: direct // Environmental and Experimental Botany. – 2001. – Vol. 45. – P. 239-262.

Mena-Petite, A. Sequential Effects of Acidic Precipitation and Drought on Water Relations of *Pinus radiata* Seedlings / A. Mena-Petite, M. K. Duñabeitia, B. Gonzalez-Moro, A. Munoz-Rueda, M. Lacuesta – Text: direct // Journal of Plant Physiology. – 1999. – Vol. 155, Iss. 1. – P. 93-100.

Mengel, K. Principles of plant nutrition / K. Mengel, E. A. Kirkby. – Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 2001. – 849 p. – Text: direct.

Mikhailova, T. A. Changes in nutrition and pigment complex in pine (*Pinus sylvestris* L.) needles under technogenic pollution in Irkutsk region, Russia / T. A. Mikhailova, L. V. Afanasieva, O. V. Kalugina, O. V. Shergina, E. N. Taranenko – Text: direct // Journal Of Forest Research. – 2017. – Vol. 22, No. 6. – P. 386-392.

Mishra, S. Lead detoxification by coontail (*Ceratophyllum demersum* L.) involves induction of phytochelatins and antioxidant system in response to its accumulation / S. Mishra, S. Srivastava, R. D. Tripathi, R. Kumar, C. S. Seth, D. K. Gupta – Text: direct // Chemosphere. – 2006. – Vol. 65. – P. 1027-1039.

Moir, W. H. Distribution of fine roots in three *Pinus radiata* plantations near

Canberra, Australia / W.H. Moir, E.P. Batchelard – Text: direct // Ecology. – 1969. – Vol. 50. – P. 658-662.

Molnár, V. É. Pollution Assessment In Urban Areas Using Air Pollution Tolerance Index Of Tree Species / V. É. Molnár, B. Tóthmérész, S. Szabó, E. Simon – Text: direct // WIT Transactions on Ecology and the Environment. – 2018. – Vol. 230. – P. 367-374.

More, R. S. Determination Of Stress And Comparison By Estimation Of Chlorophyll – *a*, *b* And Carotenoid Contents Among Plants Growing Along Mithi River, Mumbai / R. S. More, S. S. Chaubal – Text: direct // International Journal of Scientific & Engineering Research. – 2017. – Vol. 8, Iss. 1. – P. 1-8.

Moura, D. J. Heavy metal toxicity oxidative stress parameters and DNA repair / D. J. Moura, V. F. Peres, R. A. Jacques, J. Saffi – Text: direct // Metal toxicity in plants: perception, signaling and remediation. D. K. Gupta, L. M. Sandalio (eds). – Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2012 – P. 187-205.

Mukherjee, A. Use of GLM approach to assess the responses of tropical trees to urban air pollution in relation to leaf functional traits and tree characteristics / A. Mukherjee, M. Agrawal – Text: direct // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2018. – Vol. 152, Iss. 15. – P. 42-54.

Murach, D. Die reaktion der Feinwurzeln von Fichten (*Picea abies* (L.) H.Karst.) auf zunehmende Bodenversauerung / D. Murach – Text: direct // Göttinger Bodenkundliche. – Berichte, 1984. – P. 1-126.

Muüller-Edzards, C. 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 / C. Müller-Edzards, W. De Vries. – Geneva: UN/ECE; Brussels: EC, 1997. – 386 p. – Text: direct.

Navara, J. Wasserhaushalt der Pflanzen in Gegenwart gas formiger Fluorverbindungen in der Atmosphäre / J. Navara, Kozinska V. – Text: direct // Biologia (CSSR). – 1967. – Vol. 22, No. 3. – P. 210-219.

Newman, E. I. Uptake of phosphorus and potassium in relation to root growth and root density / E. I. Newman, R. E. Andrews – Text: direct // Plant and soil. – 1973. – Vol. 38, No. 1. – P. 49-69.

Newman, G. S. Nutrient covariance between forest foliage and fine root / G. S. Newman, S. C. Hart – Text: direct // Forest Ecology and Management. – 2006. – No. 2-3. – P. 136-141.

Nosticzius, A. Is it justified to relate the photosynthetic activity to the soluble protein? / Nosticzius A. – Text: direct // Acta Agronomica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 1971. – Vol. 20, No. 314. – P. 446-447.

Nyborg, M. Effect of sulphur dioxide on precipitation and on the sulphur content and acidity of soils in Alberta, Canada / M. Nyborg, J. Crepin, D. Hocking, J. Baker – Text: direct // Proceedings of the first international symposium on «Acid Precipitation and the Forest Ecosystem», Columbus, Ohio, USA, May 12-15, 1975. – Columbus: Ohio State University, 1975. – P. 767-778.

Ogunkunle, C. O. Influence of cement dust pollution on leaf epidermal features of *Pennisetum purpureum* and *Sida acuta* / C. O. Ogunkunle, A. A. Abdulrahman, P. O. Fatoba – Text: direct // Environmental and Experimental Biology. – 2013. – Vol. 11. – P. 73-79.

Onderdonk, J. J. Effect of soil temperature on direction of corn root growth / Onderdonk J.J., Ketcheson J.W. – Text: direct // Plant and soil. – 1973. – Vol. 39, No. 1. – P. 177-186.

Paakkonen, E. Variation in ozone sensitivity among clones of *Betula pendula* and *Betula pubescens* / E. Paakkonen, T. Holopainen, L. Karenlampi – Text: direct // Environmental Pollution. – 1997. – Vol. 95. – P. 37-44.

Paavilainen, E. The effect of fertilisation on the root systems of swamp pine stands / E. Paavilainen – Text: direct // Folia Forest Polonica. – 1967. – No. 31. – P. 1-9.

Paoletti, E. Relationships between transpiration, stomatal damage and leaf wettability in declining beech trees / E. Paoletti, P. Raddi, S. La Scala – Text: direct // Chemosphere. – 1998. – Vol. 36, Iss. 4-5. – P. 907-912.

Peachey, C. J. Deposition and solubility of airborne metals to four plant species grown at varying distances from two heavily trafficked roads in London / C. J. Peachey, D. Sinnett, M. Wilkinson, G. W. Morgan, P. H. Freer-Smith, T. R. Hutchings – Text: direct // Environmental Pollution. – 2009. – Vol. 157. – P. 2291-2299.



Percya, K. E. Air pollution and forest health: toward new monitoring concepts / K. E. Percya, M. Ferretti – Text: direct // Environmental Pollution. – 2004. – Vol. 130. – P. 113-126.

Perone, A. Oak tree-rings record spatial-temporal pollution trends from different sources in Terni (Central Italy) / A. Perone, C. Cocozza, P. Cherubini, O. Bachmann, M. Guillong, B. Lasserre, M. Marchetti, R. Tognetti – Text: direct // Environmental Pollution. – 2018. – Vol. 233. – P. 278-289.

Persson, H. Effects of acid deposition on tree roots in Swedish forest stands. Water Air and Soil Pollution / H. Persson, H. Majdi – Text: direct // Water, Air, and Soil Pollution. – 1995. Vol. 85. – P. 1287-1292.

Pigott, C. D. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. 4. Estimated ages of the trees / C. D. Pigott– Text: direct // New Phytologist. – 1989, Vol. 112. – P. 117-121.

Plant stems: physiology and functional morphology / B. L. Gartner (Eds.). – San Diego: Academic Press, 1995. – 196 p. – Text: direct.

Poorter, H. Transley review: causes and consequences of variation in leaf mass area (LMA): a meta-analysis / H. Poorter, U. Niinemets, L. Poorter, I.J. Wright, R. Villar– Text: direct // New Phytologist. – 2009. – Vol. 182. – P. 565-588.

Pourkhabbaz, A. Influence of environmental pollution on leaf properties of urban plane trees, *Platanus orientalis* L. / A. Pourkhabbaz, N. Rastin, A. Olbrich, R. Langenfeld-Heyser, A. Polle – Text: direct // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. – 2010. – Vol. 85. – P. 251-255.

Pradhan, S. K. Influence of soil water conditions on growth and root porosity of rice / S. K. Pradhan, S. B. Varade, S. Kar – Text: direct // Plant and soil. – 1973. – Vol. 38, No. 3. – P. 501-507.

Prajapati, S. K. Seasonal variation of leaf dust accumulation and pigment content in plant species exposed to urban particulates pollution / S. K. Prajapati, B. D. Tripathi – Text: direct // Journal of Environmental Quality. – 2008. – Vol. 37. – P. 865-870.

Prusty, B. A. K. Dust accumulation and leaf pigment content in vegetation near the national highway at Sambalpur, Orissa, India / B. A. K. Prusty, P. C. Mishra, P. A.

Azeez – Text: direct // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2005. – Vol. 60. – P. 228-235.

Prysedsky, Y. Influence of sulfite and fluoride soil contamination on the pigment content in some species of arboreal plants / Y. Prysedsky, Y. Lykholat – Text: direct // Biologija. – 2017. – Vol. 63, No. 3. – P. 264-269.

Puhe, J. Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – a review / J. Puhe – Text: direct // Forest Ecology and Management. – 2003. – Vol. 175. – P. 253-273.

Putenikhin, V. P. Present distribution of *Larix sukaczewii* Dyl. in Russia / V. P. Putenikhin, O. Martinsson – Text: direct // Rapporten – Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen foer Skogsskoetsel (Sweden). – 1995. – Iss. 38. – P. 68-77.

Qadir, S. U. Morphological and biochemical changes in *Azadirachta indica* from coal combustion fly ash dumping site from a thermal power plant in Delhi, India / S. U. Qadir, V. Raja, W. A. Siddiqui – Text: direct // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2016. – Vol. 129. – P. 320-328.

Ramos, I. Cadmium uptake and subcellular distribution in plants of *Lactuca sp.* Cd-Mn interaction / I. Ramos, E. Esteban, J. J. Lucena, A. Garate – Text: direct // Plant Science. – 2002. – Vol. 162. – P. 761-767.

Rezeshki, S. R. Root responses of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil redox conditions / S. R. Rezeshki – Text: direct // Trees. – 1991. – Vol. 5, Iss. 3. – P. 180-186.

Roberts, J. A study of root distribution and growth in a *Pinus sylvestris* L. (Scots pine) plantation in East Anglia / J. Roberts – Text: direct // Plant and soil. – 1976. – Vol. 44, No. 3. – P. 607-621.

Robson, A. D. Interaction between nutrients in higher plants / A. D. Robson, M. G. Pitman – Text: direct // Inorganic plant nutrition. Encyclopedia of Plant Physiology. – 1983. – Vol. 15. – P. 147-180.

Rostunov, A. The Dependence of Morphological and Physiological Indicators of the Leaves of Woody Plants on the Degree of Technogenic Pollution / A. Rostunov, T. Konchina, E. Zhestkova, D. Gusev, S. Kharitonov – Text: direct // Environment.

Technology. Resources. Proceedings of the 11th International Scientific and Practical Conference. Vol. I. – Latvia: Rezekne Academy of Technologies, 2017. – P. 235-239.

Rutkiewicz, P. Spruce tree-ring reductions in relation to air pollution and human diseases a case study from Southern Poland / P. Rutkiewicz, I. Malik – Text: direct // Environmental & Socio-economic Studies. – 2018. – Vol. 6, Iss. 2. – P. 22-28.

Safford, L. O. Seasonal variation in the growth and nutrient content of yellow-birch replacement roots / L. O. Safford – Text: direct // Plant and soil. – 1976. – Vol. 44, No. 2. – P. 439-444.

Salt, D. E. MgATP-dependent transport of phytochelatins across the tonoplast of oat roots / D. E. Salt, W. E. Rauser – Text: direct // Plant Physiology. – 1995. – Vol. 107. – P. 1293-1301.

Salt, D. E. The role of root exudates in nickel hyperaccumulation and tolerance in accumulator and nonaccumulator species of *Thlaspi* / D. E. Salt, N. Kato, U. Krämer, R. D. Smith, I. Raskin – Text: direct // Phytoremediation of contaminated soil and water. N. Terry, G. Banuelos (eds). – BOCA RATON: LEWIS PUBLISHERS INC, 2000. – P. 189-200.

Sawidis, T. Study of Air Pollution with Heavy Metals in Athens City and Attica Basin Using Evergreen Trees as Biological Indicators / T. Sawidis, P. Krystallidis, D. Veros, M. A. Chettri – Text: direct // Biological Trace Element Research. – 2012. – Vol. 148. – P. 396-408.

Sawidis, T. Trees as bioindicator of heavy metal pollution in three European cities / T. Sawidis, J. Breuste, M. Mitrovic, P. Pavlovic, K. Tsigaridas – Text: direct // Environmental Pollution. – 2011. – Vol. 159. – P. 3560-3570.

Schat, H. The role of phytochelatins in constitutive and adaptive heavy metal tolerance in hyperaccumulator and non-hyperaccumulator metallophytes / H. Schat, M. Llugany, R. Vooijs, J. Hartley-Whitaker, P.M. Bleeker – Text: direct // Journal of Experimental Botany. – 2002. – Vol. 53. – P. 2381-2392.

Schober, R. Die Larche / R. Schober. – Hanower: Schaper, 1949. – 260 p. – Text: direct.

Schreuder, M. Ozone exposure affects leaf wettability and tree water balance / M.

Schreuder, L. W. A. Van Hove, C. A. Brewer – Text: direct // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 152 (3). – P. 443-454.

Sensuła, B. Long- and short-term incremental response of *Pinus sylvestris* L. from industrial area nearby steelworks in Silesian Upland, Poland / B. Sensuła, M. Opała, S. Wilczyński, S. Pawełczyk – Text: direct // *Dendrochronologia*. – 2015. – Vol. 36. – P. 1-12.

Sensuła, B. Variations of tree ring width and chemical composition of wood of pine growing in the area nearby chemical factories / B. Sensuła, S. Wilczyński, L. Monin, M. Allan, A. Pazdur, N. Fagel – Text: direct // *Geochronometria*. – 2017. – Vol. 44. – P. 226-239.

Seyyednejad, S. M. A Review of Some Different Effects of Air Pollution on Plants / S. M. Seyyednejad, M. Niknejad, H. Koochak – Text: direct // *Research Journal of Environmental Sciences*. – 2011. – No. 5 (4). – P. 302-309.

Seyyednejad, S. M. Some morphological and biochemical responses due to industrial air pollution in *Prosopis juliflora* (Swartz) DC plant / S.M. Seyyednejad, H. Koochak – Text: direct // *African Journal of Agricultural Research*. – 2013. – Vol. 8(18). – P. 1968-1974.

Seyyednejad, S. M. Study of air pollution effects on some physiology and morphology factors of *Albizia lebbeck* in high temperature condition in Khuzestan / S. M. Seyyednejad, M. Niknejad, M. Yusefi – Text: direct // *Journal of Plant Sciences*. – 2009a. – Vol. 4. – P. 122-126.

Seyyednejad, S. M. The effect of air pollution on some morphological and biochemical factors of *Callistemon citrinus* in petrochemical zone in South of Iran / S. M. Seyyednejad, M. Niknejad, M. Yusefi – Text: direct // *Asian Journal of Plant Sciences*. – 2009b. – No. 8. – P. 562-565.

Shah, K. Metal hyperaccumulators and bioremediation / K. Shah, J. M. Nongkynrih – Text: direct // *Biologia Plantarum*. – 2007. – Vol. 51, Iss. 4. – P. 618-634.

Sharma, S. S. The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance / S. S. Sharma, K. J. Dietz – Text: direct // *Trends in Plant Science*. – 2009. – Vol. 14, Iss. 1. – P. 43-50.

Singh, B. R. Soil and water contamination by heavy metals / B. R. Singh, E. Steinnes – Text: direct // Soil processes and water quality. R. Lal, B. A. Stewart (Eds.). – Boca Raton, London, New York, Washington: Lewis Publ., 1994. – P. 233-271.

Singh, H. Physiological functioning of *Lagerstroemia speciosa* L. under heavy roadside traffic: an approach to screen potential species for abatement of urban air pollution / H. Singh, Savita, R. Sharma, S. Sinha, M. Kumar, P. Kumar, A. Verma, S.K. Sharma – Text: direct // Biotech. – 2017. – Vol. 7. – Article No. 61.

Singh, M. Adaptation Strategies of Plants against Heavy Metal Toxicity: A Short Review / M. Singh, J. Kumar, S. Singh, V. P. Singh, S. M. Prasad, M. Singh – Text: electronic // Biochemistry & Pharmacology: Open Access. – 2015. – Vol. 4, Iss. 2. – DOI: 10.4172/2167-0501.1000161

Singh, S. Growth photosynthesis and oxidative responses of *Solanum melongena* L. seedlings to cadmium stress: Mechanism of toxicity amelioration by kinetin / S. Singh, S. M. Prasad – Text: direct // Scientia Horticulturae. – 2014. – Vol. 176. – P. 1-10.

Skiryecz, A. More from less: plant growth under limited water / A. Skiryecz, D. Inzé – Text: direct // Current Opinion in Biotechnology. – 2010. – Vol. 21. – P. 197-203.

Skrynetska, I. Ecophysiological Responses to Environmental Pollution of Selected Plant Species in an Industrial Urban Area / I. Skrynetska, R. Ciepał, M. Kandziora-Ciupa, G. Barczyk, A. Nadgórska-Socha – Text: direct // International Journal of Environmental Research. – 2018. – Vol. 12. – P. 255-267.

Solanki, R. Biochemical changes and adaptive strategies of plants under heavy metal stress / R. Solanki, R. Dhankhar – Text: direct // Biologia. – 2011. – Vol. 66, Iss. 2. – P. 195-204.

Song, Y. J. Estimation of the Effects of Air Pollutants on Tree Ring Growth in Black Pines (*Pinus thunbergii*) / Y. J. Song, Y. D. Kim, K. R. Choi – Text: direct // Journal of Ecology and Environment. – 2009. – Vol. 32, Iss. 2. – P. 109-113.

Šrámek, V. SO<sub>2</sub> air pollution and forest health status in Northwestern Czech Republic / V. Šrámek – Text: direct // Chemosphere. – 1998. – Vol. 36, Iss. 4-5. – P. 1067-1072.

Stolt, J. P. Phytochelatin and cadmium accumulation in wheat / J. P. Stolt, F. E. C.

Sneller, T. Bryngelsson, T. Lundborg, H. Schat – Text: direct // Environmental and Experimental Botany. – 2003. – Vol. 49. – P. 21-28.

Stravinskiene, V. Dendrochronological research of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) radial growth in vicinity of industrial pollution / V. Stravinskiene, E. Bartkevicius, E. Plausinyte – Text: direct // Dendrochronologia. – 2013. – Vol. 31. – P. 179-186.

Suleymanov, R. Ecogeochemical Assessment of Soil Cover of the Ufa City, Bashkortostan / R. Suleymanov, R. Urazgildin, K. Amineva, A. Suleymanov, E. Abakumov – Text: electronic // Megacities 2050: Environmental Consequences of Urbanization: Proceedings of the VI International Conference on Landscape Architecture to Support City Sustainable Development. V. I. Vasenev, E. Dovletyarova, Z. Cheng, R. Valentini (Eds.). – Springer International Publishing AG, 2018. – P. 57-61. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-70557-6>

Sun, F. Concentrations of heavy metals and polycyclic aromatic hydrocarbons in needles of Masson pine (*Pinus massoniana* L.) growing nearby different industrial sources / F. Sun, D. Wen, Y. Kuang, J. Li, J. Li, W. Zuo – Text: direct // Journal of Environmental Sciences. – 2010. – Vol. 22, Iss. 7. – P. 1006-1013.

Swain, S. Effect of industrial dust deposition on photosynthetic pigment chlorophyll and growth of selected plant species in Kalunga Industrial areas, Sundargarh. Odisha / S. Swain, S. N. Mallick, P. Prasad – Text: direct // International Journal of Botany Studies. – 2016. – Vol. 1, Iss. 5. – P. 1-5.

Taylor, G. J. Current views of the aluminum stress response: The physiological basis of tolerance / G. J. Taylor – Text: direct // Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology. – 1991. – Vol. 10. – P. 57-93.

Thambavani, S. D. The spectral determination of chlorophylls A, B and total carotenoids using various solvents for tree species growing near sugar mill / S. D. Thambavani, M. A. Sabitha – Text: direct // The Asian Journal Of Experimental Chemistry. – 2012. – Vol. 7, Iss. 1. – P. 5-9.

The content of trace metals (Cd, Cr, Cu, Ni, Pb, Zn) in selected plant species (moss *Pleurozium Schreberi*, dandelion *Taraxacum Officinale*, spruce *Picea Abies*) along the road Cracow – Zakopane / J. Korzeniowska, E. Panek – Text: direct // Geomatics and

Environmental Engineering. – 2012. – Vol. 6, Iss. 1. – P. 43.

Tiwari, S. Evaluation of ambient air pollution impact on carrot plants at a sub urban site using open top chambers / S. Tiwari, M. Agrawal, F. M. Marshall – Text: direct // Environmental Monitoring and Assessment. – 2006. – No. 119. – P. 15-30.

Tomašević, M. Trace element content in urban tree leaves and SEM-EDAX characterization of deposited particles / M. Tomašević, M. Aničić – Text: direct // Facta Universitatis. Series: Physics, Chemistry and Technology – 2010. – Vol. 8, No. 1. – P. 1-13.

Tripathi, A. K. Biochemical parameters of plants as indicators of air pollution / A. K. Tripathi, M. Gautam – Text: direct // Journal of Environmental Biology. – 2007. – No. 28 (1). – P. 127-132.

Vacek, S. Effect of Air Pollution on the Health Status of Spruce Stands / S. Vacek, L. Bílek, O. Schwarz, P. Hejčmanová, M. Mikeska – Text: direct // Mountain Research and Development. – 2013. – Vol. 33, No. 1. – P. 40-50.

Vallee, B. L. The biochemical basis of zinc physiology / B. L. Vallee, K. H. Falchuk – Text: direct // Physical Review. – 1993. – Vol. 73. – P. 79-118.

Verma, R. B. Foliar response of *Ipomea pestigridis* L. to coal-smoke pollution / R. B. Verma, T. O. Mahmooduzzafar, M. Siddiqi, M. Iqbal – Text: direct // Turkish Journal of Botany. – 2006. – Vol. 30, Iss. 5. – P. 413-417.

Vranova, E. Signal transduction during oxidative stress / E. Vranova, D. Inze, F. Van Breusegem – Text: direct // Journal of Experimental Botany. – 2002. Vol. 53, Iss. 372. – P. 1227-1236.

Wallander, H. Effects of excess nitrogen on carbohydrate and mycorrhizal development of *Pinus sylvestris* L. seedlings / H. Wallander, J. E. Nylund – Text: direct // New Phytologist. – 1991. – No. 3. – P. 405-411.

Wang, H. Transpiration Characteristics of Chinese Pines (*Pinus tabulaeformis*) in an Urban Environment / H. Wang, Z. Ouyang, W. Chen, X. Wang, H. Zheng – Text: direct // Designing Low Carbon Societies in Landscapes. N. Nakagoshi, A. J. Mabuhay (Eds.). – Tokyo: Springer, 2014. – P. 57-71.

Wang, H. Transpiration rates of urban trees, *Aesculus chinensis* / H. Wang, X.

Wang, P. Zhao, H. Zheng, Z. Ouyang – Text: direct // Journal of Environmental Sciences. – 2012. – Vol. 24, Iss. 7. – P. 1278-1287.

Wang, H. Water, heat, and airborne pollutants effects on transpiration of urban trees / H. Wang, Z. Ouyang, W. Chen, X. Wang, H. Zheng, Y. Ren – Text: direct // Environmental Pollution. – 2011. – Vol. 159, Iss. 8-9. – P. 2127-2137.

Warnaars, B. C. Soil physical conditions affecting seedling root growth / B. C. Warnaars, B. W. Eavis – Text: direct // Plant and Soil. – 1972. – No. 36. – P. 613–622.

Wertz, B. Dendrochronological evaluation of the impact of industrial imissions on main coniferous species in the Kielce Upland / B. Wertz – Text: direct // Sylwan. – 2012. – Vol. 156, Iss. 5. – P. 379-390.

Wild, A. Diagnosis of damage to Norway spruce (*Picea abies*) through biochemical criteria / A. Wild, V. Schmitt – Text: direct // Physiologia Plantarum. – 1995. – Vol. 93. – P. 375-382.

Wójcik, M. Cadmium tolerance in *Thlaspi caerulescens* / M. Wójcik, J. Vangronsveld, J. D’Haen, A. Tukiendorf – Text: direct // Environmental and Experimental Botany. – 2005. – Vol. 53. – P. 163-171.

Woo, S. Y. Net photosynthetic rate, ascorbate peroxidase and glutathione reductase activities of *Erythrina orientalis* in polluted and non-polluted areas / S. Y. Woo, D. K. Lee, Y. K. Lee – Text: direct // Photosynthetica. – 2007. – No. 45. – P. 293-295.

Woo, S. Y. Photosynthetic rates and antioxidant enzyme activity of *Platanus occidentalis* growing under two levels of air pollution along the streets of Seoul / S. Y. Woo, S. M. Je – Text: direct // Journal of Plant Biology. – 2006. – No. 49. – P. 315-319.

Xu, J. Protective effects of proline against cadmium toxicity in micropropagated hyperaccumulator, *Solanum nigrum* L. / J. Xu, H. Yin, X. Li – Text: direct // Plant Cell Reports. – 2009. – Vol. 28. – P. 325-333.

Yadav, G. Light intensity alters the extent of arsenic toxicity in *Helianthus annuus* L. seedlings / G. Yadav, P. K. Srivastava, V. P. Singh, S. M. Prasad – Text: direct // Biological Trace Element Research. – 2014. – Vol. 158. – P. 410-421.

Yaylalı-Abanuz, G. Heavy metal contamination of surface soil around Gebze industrial area, Turkey / G. Yaylalı-Abanuz – Text: direct // Microchemical Journal. –



2011. – Vol. 99, Iss. 1. – P. 82-92.

Yekeen, T. A. Evaluation of some Heavy Metals in Soils along a Major Road in Ogbomoso, South West Nigeria / T. A. Yekeen, T. O. Onifade – Text: direct // Journal of Environment and Earth Science. – 2012. – Vol. 2, No. 8. – P. 71-79.

Zhang, X. 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 / X. Zhang, Y. Xing, Q. Wang, G. Yan, J. Zhang – Text: electronic // Forest Ecology and Management: Open Access. – 2020. Vol. 455, Article 117664. – <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117664>

Zhuikova, T. V. Different strategies of plant adaptation to toxic environmental pollution with heavy metals: An example of *Taraxacum officinale* s.l. / T. V. Zhuikova, V. N. Pozolotina, V. S. Bezel' – Text: direct // Russian Journal of Ecology. – 1999. – Vol. 30, No 3. – P. 189-196.

Zornoza, P. Cadmium-stress in modulated white lupin: strategies to avoid toxicity / P. Zornoza, S. Vazquez, E. Esteban, M. Fernandez-Pascual, R. Carpena – Text: direct // Plant Physiology and Biochemistry. – 2002. – Vol. 40. – P. 1003-1009.

Абатуров, Ю. Д. Типы березовых лесов центральной части южной тайги / Ю. Д. Абатуров, К. В. Зворыкина, А. Ф. Ильюшенко. – Москва: Наука, 1982. – 156 с. – Текст: непосредственный.

Авдеева, А. В. Влияние городской среды на состояние природных лесов / А. В. Авдеева, В. В. Кузьмичев – Текст: непосредственный // Экология. – 1997. – № 4. – С. 248-252.

Автухович, И. Е. Деревья как индикаторы экологически неблагоприятных условий крупного мегаполиса / И. Е. Автухович, Б. А. Ягодин – Текст: непосредственный // Известия ТСХА. – 2000. – Вып. 1. – С. 180-183.

Александрова, М. С. Дендрохронологическая информация в лесоводственных исследованиях / М. С. Александрова, В. В. Коровин и др. Под ред. В. А. Липаткина, Д. Е. Румянцева. – Москва: МГУЛ, 2007 – 138 с. – Текст: непосредственный.

Алексеев, А. М. Водный режим растений и влияние на него засухи / А. М.

Алексеев. – Казань: Татгосиздат, 1948. – 354 с. – Текст: непосредственный.

Алексеев, А. С. Колебания радиального прироста в древостоях при атмосферном загрязнении / А. С. Алексеев – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 82-86.

Алексеев, В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев / В. А. Алексеев – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1989. – № 4. – С. 51-57.

Алексеев, В. А. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем / В. А. Алексеев – Текст: непосредственный // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Под ред. В. А. Алексеева. – Ленинград: Наука, 1990. – С. 38-54.

Алисов, Б. П. Климатические области и районы СССР / Б. П. Алисов. – Москва: Географиз, 1947. – 127 с. – Текст: непосредственный.

Аmineва, К. З. Прирост стволовой древесины дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях техногенного загрязнения / К. З. Аmineва, Р. В. Уразгильдин, А. Ю. Кулагин – Текст: непосредственный // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». – 2014. – Т. 6, № 4. – С. 388-399.

Антанайтис, В. В. Прирост леса / В. В. Антанайтис, В. В. Загреев. – Москва: Лесная промышленность, 1981. – 198 с. – Текст: непосредственный.

Антипов, В. Г. Влияние дыма и газа, выбрасываемых промышленными предприятиями, на сезонное развитие деревьев и кустарников / В. Г. Антипов – Текст: непосредственный // Ботанический журнал. – 1957. – Т. 42, № 1. – С. 92-95.

Антипов, В. Г. Устойчивость древесных растений к промышленным газам / В. Г. Антипов – Текст: непосредственный. – Минск: Наука и техника, 1979. – 216 с.

Артамонов, В. И. Растения и чистота природной среды / В. И. Артамонов. – Москва: Наука, 1986. – 172 с. – Текст: непосредственный.

Арусте, К. Поражение древесных пород соединениями серы и фтора в лесах зеленой зоны г. Талина / К. Арусте, К. Реа – Текст: непосредственный // Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями. – Талин: АН СССР, 1982. – С. 61-62.

Ахмадуллин, Р. Ш. Корненасыщенность почвы в насаждениях ивы белой

(*Salix alba* L.) в условиях нефтехимического загрязнения Уфимского промышленного центра / Р. Ш. Ахмадуллин, Г. А. Зайцев – Текст: непосредственный // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2013. – № 3. – С.30-33.

Ахмадуллин, Р. Ш. Эколого-биологические особенности ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях нефтехимического загрязнения Уфимского промышленного центра: 03.02.01 «Ботаника»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Ахмадуллин Рустем Шамилович; Оренбургский государственный педагогический университет. – Оренбург. 2014. – 175 с. – Текст: непосредственный.

Ахметов, Н. С. Неорганическая химия / Н. С. Ахметов. – Москва: Высшая школа, 1975. – 685 с. – Текст: непосредственный.

Бажанова, Н. В. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования / Н. В. Бажанова, Д. И. Сапожников. – Москва: Наука, 1964. – 121 с. – Текст: непосредственный.

Базилевич, Н. И. Методы изучения биологического круговорота в различных пригородных зонах / Н. И. Базилевич, А. А. Титлянова, В. В. Смирнов. – Москва: Мысль, 1978. – 183 с. – Текст: непосредственный.

Баимова, С. Р. Тяжелые металлы в системе «Почва – Растение – Животные» в условиях Башкирского Зауралья: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Баимова Светлана Ринатовна; Институт биологии Уфимского научного центра РАН. – Уфа. 2009. – 151 с. – Текст: непосредственный.

Баканов, А. В. Экологическая оценка состояния лесных насаждений с помощью методов фитоиндикации на примере Сергиево-Посадского района: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Баканов Александр Валерьевич; Московский государственный университет леса. – Москва. 1997. – 198 с. – Текст: непосредственный.

Баландайкин, М. Э. Динамика и различия в концентрации основных

фотосинтетических пигментов листьев березы, произрастающей в неоднородных условиях / М. Э. Баландайкин – Текст: непосредственный // Химия растительного сырья. – 2014. – № 1. – С. 159-164.

Барбер, С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве. Механистический подход / С. А. Барбер; Пер. с англ. Ю. Я. Мазеля; Под ред. Э. Е. Хавкина. – Москва: Агропромиздат, 1988. – 375 с. – Текст: непосредственный.

Баталов, А. А. К вопросу о перспективности сосново-лиственничных культур в окрестностях нефтехимических предприятий / А. А. Баталов, Н. А. Мартьянов, О. Б. Горюхин – Текст: непосредственный // Тезисы докладов республиканской научно-технической конференции «Проблемы организации и ведения лесного и лесопаркового хозяйства в пригородных зонах», г. Свердловск, 1981 г. – Свердловск: Издательство УПИ им. С.М.Кирова, 1981. – С. 127-128.

Баталов, А. А. Лесовосстановление на промышленных отвалах Предуралья и Южного Урала / А. А. Баталов, Н. А. Мартьянов, А. Ю. Кулагин, О. Б. Горюхин. – Уфа: БНЦУрО АН СССР, 1989. – 140 с. – Текст: непосредственный.

Баталов, А. А. О естественном возобновлении лиственницы Сукачева в лесах водоохранно-защитного назначения Уфимского плато / А. А. Баталов, Н. А. Мартьянов – Текст: непосредственный // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала: Информационные материалы. Вып. 1. Отв. ред. П. Л. Горчаковский, Н. Н. Никонова. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. – С. 6-7.

Баталов, А. А. Сосна и лиственница в системе промышленного фитофильтра / А. А. Баталов, Н. А. Мартьянов, О. Б. Горюхин – Текст: непосредственный // Вопросы ограничения циркуляции загрязняющих веществ в объектах окружающей среды: Тезисы докладов. – Уфа: [Б. и.], 1984. – С. 25-26.

Башкортостан: Краткая энциклопедия / Гл. ред. Р. З. Шакуров. – Уфа: Научное издательство «Башкирская энциклопедия», 1996. – 672 с. – Текст: непосредственный.

Башкот, Е. Н. Хлорофилльный фотосинтетический потенциал посева как биоиндикатор экологического мониторинга / Е. Н. Башкот, А. С. Дорогобидова – Текст: непосредственный // Современные аспекты экологии и экологического

образования: Материалы Всероссийской конференции. 19-23 сентября 2005 г., г. Казань – Казань: [Б. и.], 2005. – С. 402-404.

Бейдеман, И. Н. К методике изучения водного режима растений / И. Н. Бейдеман – Текст: непосредственный // Ботанический Журнал. – 1956. – Т. 41, № 2. – С. 212-219.

Бендер, О. Г. Особенности водного обмена и состояния пигментного комплекса хвои кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в горах северо-восточного Алтая / О. Г. Бендер, А. П. Зотикова, С. Н. Велисевич – Текст: непосредственный // Вестник Томского ГУ. – 2009. – № 3. – С. 63-72.

Бикмуллин, Р. Х. Оценка состояния древостоев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth) на территории Казанского промышленного центра Республики Татарстан: специальность 03.02.01 «Ботаника» и 03.02.08 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Бикмуллин Рамис Харисович; Оренбургский государственный педагогический университет. – Оренбург. 2012. – 169 с. – Текст: непосредственный.

Битвинскас, Т. Т. Дендроклиматические исследования / Т. Т. Битвинскас. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1974. – 171 с. – Текст: непосредственный.

Бобров, Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР / Е. Г. Бобров. – Ленинград: Наука, 1978. – 189 с. – Текст: непосредственный.

Борисова, О. В. Влияние аэротехногенного загрязнения на хвойные и лиственные древостои в Новгородской области: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Борисова Оксана Васильевна; Институт экологии Волжского бассейна РАН. – Тольятти. 2009. – 155 с. – Текст: непосредственный.

Бриллиант, В. А. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений / В. А. Бриллиант. – Москва: АН СССР, 1949. – 160 с. – Текст: непосредственный.

Брицке, М. Э. Атомно-абсорбционный спектохимический анализ (Методы аналитической химии) / М. Э. Брицке. – Москва: Химия, 1982. – 224 с. – Текст: непосредственный.

Булыгин, Н. Е. Дендрология / Н. Е. Булыгин. – Ленинград: Агропромиздат. Ленинградское отделение, 1991. – 352 с. – Текст: непосредственный.

Бурда, Р. И. К вопросу об антропогенной трансформации флоры / Р. И. Бурда – Текст: непосредственный // Украинский ботанический журнал. – 1996. – Т. 53, № 1-2. – С. 26-31.

Бутник, А. А. Адаптация анатомического строения видов семейства *Chenopodiaceae* Vent к аридным условиям: специальность 03.02.01 «Ботаника»: автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук / Бутник А. А. – Ташкент. 1984. – 41 с. – Текст: непосредственный.

Бухарина, И. Л. К вопросу о влиянии техногенной среды на формирование и биохимический состав годичного побега древесных растений / И. Л. Бухарина, К. Е. Ведерников, Т. М. Поварницина – Текст: непосредственный // Вестник Ижевского государственного технического университета. – 2007. – № 2. – С. 145-148.

Бухарина, И. Л. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде / И. Л. Бухарина, Т. М. Поварницина, К. Е. Ведерников. – Ижевск: ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2007. – 216 с. – Текст: непосредственный.

Ваганов, Е. А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской субарктике / Е. А. Ваганов, С. Г. Шиятов, В. П. Мазепа. – Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма, 1996. – 245 с. – Текст: непосредственный.

Ваганов, Е. А. О количественных закономерностях индивидуального роста деревьев / Е. А. Ваганов, И. А. Терсков – Текст: непосредственный // Анализ динамики роста биологических объектов: Сборник статей. Под ред. И. А. Терскова. – Москва: Наука, 1978. – С. 15-17.

Ваганов, Е. А. Роль и структура годичных колец хвойных / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин. – Новосибирск: Издательство СО РАН, 2000. – 232 с. – Текст: непосредственный.

Ванин А. И. Определитель деревьев и кустарников / А. И. Ванин. – Москва-Ленинград: Гослесбумиздат, 1956. – 202 с. – Текст: непосредственный.

Василевская, В. К. Структурные приспособления растений жарких и

холодных пустынь Средней Азии и Казахстана / В. К. Василевская – Текст: непосредственный // Проблемы современной ботаники. Т. 2. – Москва: Наука, 1965. – С. 5-17.

Василевская, Н. В. Воздействие промышленного загрязнения комбината «Печенганикель» на динамику роста *Sorbus gorodkovii* Pojark (Мурманская область) / Н. В. Василевская, А. В. Сидорчук – Текст: непосредственный // Ученые записки петрозаводского государственного университета. – 2018. – № 3 (172). – С. 28-35.

Василевская, Н. В. Воздействие техногенного загрязнения г. Мурманска на рост и развитие *Sorbus gorodkovii* Pojark / Н.В. Василевская, И.Е. Лебедевич – Текст: непосредственный // Естественные и технические науки. – 2016. № 4 (94). – С. 23-28.

Васильев, Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон / Б. Р. Васильев. – Ленинград: Издательство Ленинградского университета, 1988. – 208 с. – Текст: непосредственный.

Васильев, С. В. Изменчивость радиального прироста сосны обыкновенной на болотах и суходолах северной тайги З. Сибири / С. В. Васильев – Текст: непосредственный // Биологические ресурсы и природопользование. – 1999. – № 3. – С. 38-51.

Васильева, К. А. Особенности строения корневых систем клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в условиях нефтехимического загрязнения / К. А. Васильева, Г. А. Зайцев, А. Ю. Кулагин – Текст: непосредственный // Вестник Удмуртского университета. Серия 6: Биология. Науки о Земле. – 2011. – Вып. 2. – С. 55-60.

Васильева, К. А. Эколого-биологические особенности клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в условиях техногенного загрязнения: специальность 03.02.08 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Васильева Ксения Анатольевна; Институт биологии Уфимского научного центра РАН. – Уфа. 2011. – 160 с. – Текст: непосредственный.

Васфилов, С. П. Возможные пути негативного влияния кислых газов на

растения / С. П. Васфилов – Текст: непосредственный // Журнал общей биологии. – 2003. – Т. 64, № 2. – С. 146-159.

Веретенников, А. В. Влияние некорневой подкормки макроэлементами на водоудерживающую способность древесных растений, произрастающих на промышленных отвалах КМА / А. В. Веретенников, Т. Е. Горчакова. – Воронеж: ВЛТИ, 1984. – 9 с. – Текст: непосредственный.

Веретенников, А. В. Основные физиологические процессы и условия внешней среды в онтогенезе древесных растений / А. В. Веретенников – Текст: непосредственный // Лесной журнал. – 1992. – № 5. – С. 9-14.

Веретенников, А. В. Фотосинтез древесных растений / А. В. Веретенников. – Воронеж: ВГУ, 1980. – 77 с. – Текст: непосредственный.

Верхунов, П. М. Влияние природных и антропогенных факторов на современное состояние дубовых лесов Чувашской Республики / П. М. Верхунов, И. П. Курненкова, Н. Ш. Шукенбаева – Текст: непосредственный // Материалы международной научной конференции «Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы», Т. 1, г. Москва, 1996 г. – Москва: МГУЛ, 1996. – С. 125-127.

Веселкин, Д. В. Освоение почвы корнями хвойных при загрязнении тяжелыми металлами / Д. В. Веселкин – Текст: непосредственный // Тезисы докладов научной конференции «Б.П.Колесников – выдающийся отечественный лесовод и эколог. К 90-летию со дня рождения», г. Екатеринбург, 7-8 декабря 1999 г.. – Екатеринбург: [б.и.], 1999. – С. 19.

Веселова, Т. В. Стресс у растений (биофизический подход) / Т. В. Веселова, В. А. Веселовский, Д. С. Чернавский. – Москва: Издательство Московского государственного университета, 1993. – 144 с. – Текст: непосредственный.

Ветчинникова, Л. В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты) / Л. В. Ветчинникова. – Москва: Наука, 2004. – 183 с. – Текст: непосредственный.

Винник, М. А. Биологическая аккумуляция микроэлементов в почвах под



пологом леса / М. А. Винник – Текст: непосредственный // Труды Воронежского государственного заповедника. – 1961. – Вып. 3. – С. 26-29.

Вишневская, Л. И. Некоторые экологические аспекты исследования жилкования листа древесных / Л. И. Вишневская – Текст: непосредственный // Материалы конференции молодых ботаников к 40-летию Главного ботанического сада АН СССР. – Москва: Главный ботанический сад АН СССР, 1990. – С. 3-9.

Власенко, В. Э. Состояние и устойчивость хвойных лесов в условиях аэротехногенного загрязнения на Среднем Урале / В. Э. Власенко, С. Л. Менщиков, А. К. Махнев – Текст: непосредственный // Экология. – 1995. – № 3. – С. 193-196.

Власюк, П. А. Химические элементы и аминокислоты в жизни растений, животных и человека / П. А. Власюк, Н. М. Шкварук, С. Е. Сапатый, Г. Д. Шамотиенко. – Киев: Наукова думка, 1974. – 218 с. – Текст: непосредственный.

Внедрение лиственницы в лесные культуры (Обобщение опыта работы предприятий лесного хозяйства) / Сборник статей. – Москва: Лесная промышленность, 1968. – 121 с. – Текст: непосредственный.

Волков В.Д. Исследование текущего прироста и производительности березовых насаждений центра европейской части СССР / В. Д. Волков. – Москва: Лесная промышленность, 1968. – 28 с. – Текст: непосредственный.

Воробьева, М. Г. Водный режим лип в культуре ботанического сада АН Киргизской ССР / М. Г. Воробьева – Текст: непосредственный // Интродукция и акклиматизация растений в Киргизии: Сборник научных трудов. Отв. ред. Э. З. Гареев – Фрунзе: Илим, 1971. – С. 28-45.

Воронцов, А. И. Лесная энтомология. Учебник для студентов лесохозяйственных специальностей вузов / А. И. Воронцов. – Москва: Высшая школа, 1982. – 384 с. – Текст: непосредственный.

Воронцов, А. И. Патология леса / А. И. Воронцов. – Москва: Лесная промышленность, 1978. – 271 с. – Текст: непосредственный.

Воропанов, П. В. Ельники Севера / П. В. Воропанов. – Москва-Ленинград: Гослесбумиздат, 1950. – 178 с. – Текст: непосредственный.

Воскресенская, О. Л. Экология города Йошкар-Олы: учебное пособие / О. Л. Воскресенская, Е. А. Алябышева, Т. И. Копылова, Е. В. Сарбаева, А. Н. Баранова. – Йошкар-Ола: Издательство МарГУ, 2004. – 200 с. – Текст: непосредственный.

Габитова, А. А. Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) на Южном Урале: эколого-генетический анализ популяционной структуры: специальность 03.02.08 «Экология» и 03.02.07 «Генетика»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Габитова Айгуль Айдаровна; Учреждение Российской академии наук Институт биологии Уфимского научного центра РАН. – Уфа. 2012. – 152 с. – Текст: непосредственный.

Гамалей, Ю. В. Развитие хлоренхимы листа / Ю. В. Гамалей, Г. В. Куликов. – Ленинград: Наука, 1978. – 168 с. – Текст: непосредственный.

Ган, П. А. Водный режим ели Шренка в Северном Тянь-Шане / П. А. Ган, Г. Н. Десятников – Текст: непосредственный // Тезисы докладов VI Всесоюзного совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий, г. Ставрополь, 1974 г. – Ставрополь: [б.и.], 1974. – С. 32-33.

Гармаш, Г. А. Содержание свинца и кадмия в различных частях картофеля и овощей, выращенных на загрязненной этими металлами почве / Г. А. Гармаш – Текст: непосредственный // Химические элементы в системе почва-растение: Сборник научных трудов. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 105-110.

Генкель, П. А. Физиология растений. 4-е издание, переработанное и дополненное / П. А. Генкель. – Москва: Просвещение, 1975. – 335 с. – Текст: непосредственный.

Гетко, Н. В. О газопоглотительной способности хвойных / Н. В. Гетко, Ю. З. Кулагин, Э. М. Яфаев – Текст: непосредственный // Экология хвойных: Сборник научных трудов. – Уфа: БФАН СССР, 1978. – С. 112-131.

Гетко, Н. В. Растения в техногенной среде: Структура и функция ассимиляционного аппарата / Н. В. Гетко. – Минск: Наука и техника, 1989. – 208 с. – Текст: непосредственный.

Гиниятуллин, Р. Х. Состояние корневой системы березы повислой в условиях стерлитамакского промышленного центра / Р. Х. Гиниятуллин, А. Ю.Кулагин –

Текст: непосредственный // Вестник Удмуртского Университета. – 2012. – Вып. 4. – С.21-24.

Гирфанов, В. К. Микроэлементы в почвах Башкирии и эффективность микроудобрений / В. К. Гирфанов, Н. Н. Ряховская. – Москва: Наука, 1975. – 172 с. – Текст: непосредственный.

Горчаковский, П. Л. История растительности Урала / П. Л. Горчаковский. – Свердловск: Свердловское книжное издательство, 1953. – 143 с. – Текст: непосредственный.

Горчаковский, П. Л. Растительный мир высокогорного Урала / П. Л. Горчаковский. – Москва: Наука, 1975. – 283 с. – Текст: непосредственный.

Горчаковский, П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала / П. Л. Горчаковский – Текст: непосредственный // Труды Института биологии УФАН СССР. Вып. 48: Флора и растительность высокогорий Урала. Отв. ред. С. А. Мамаев – Свердловск: Издательство «Уральский рабочий», 1966. – 272 с.

Горчаковский, П. Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала / П. Л. Горчаковский. – Москва: Наука, 1972. – С. 9-110. – Текст: непосредственный.

Горышина, Т. К. Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности / Т. К. Горышина, Т. Н. Заботина, Е. Г. Пружина – Текст: непосредственный // Экология. – 1975. – № 5. С. 15-22.

Горышина, Т. К. Растения в городе / Т. К. Горышина. – Ленинград: ЛГУ, 1991. – 152 с. – Текст: непосредственный.

Горячев, В. М. Анализ естественного и антропогенного воздействия на радиальный прирост сосны обыкновенной в лесопарковой зоне Екатеринбурга / В. М. Горячев, Ю. В. Карасева – Текст: непосредственный // Тезисы докладов IV молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии», г. Сыктывкар, 1999 г. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1999. – С. 48.

ГОСТ 17.4.2.01-81 Охрана природы. Почвы. Номенклатура показателей санитарного состояния. Nature protection. Soils. Nomenclature of sanitary condition indices: национальный стандарт Российской Федерации: издание официальное:

утвержден и введен в действие Постановлением Государственного комитета СССР по стандартам от 20 марта 1981 г. N 1476 дата введения установлена 01.08.82 г. – Москва: Стандартиформ, 2008. 4 с. – Текст: непосредственный.

ГОСТ 17.4.3.01-85 Охрана природы. Почвы. Требования к охране плодородного слоя почвы при производстве земляных работ. Nature protection. Soils. Requirement for fertile layer conservation in performing earth-moving: национальный стандарт Российской Федерации: издание официальное: утвержден и введен в действие Постановлением Государственного комитета СССР по стандартам от 5 мая 1985 г. № 1294 дата введения установлена 01.01.87 г. – М.: Стандартиформ, 2008. 3 с. – Текст: непосредственный.

Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и окружающей среды Республики Башкортостан в 2019 году. – Уфа: «Самрау», 2020. – 286 с. – Текст: электронный. <https://ecology.bashkortostan.ru/presscenter/lectures/1300/>

Гришко, В. Н. К методике оценки состояния древесных растений в условиях городской среды / В. Н. Гришко, К. Б. Плюто, З. Н. Столяренкова – Текст: непосредственный // Роль ботаничних садів в зеленому будівництві міст, курортних та рекреаційних зон: Матеріали міжнародної конференції, присвяченої 135-річчю Ботанічного саду ОНУ ім. І. І. Мечникова. Відп. ред. О. М. Слюсаренко; Рада Ботаничних садів України, Одеський національний ун-т ім. І.І.Мечникова. – Одеса: Латстар, 2002. – С. 126-131.

Гродзинский, Д. М. Надежность растительных систем / Д.М. Гродзинский. – Киев: Наукова думка, 1983. – 368 с. – Текст: непосредственный.

Гродницкий, Д. Л. Две теории биологической эволюции. 2-е издание, переработанное и дополненное / Д. Л. Гродницкий. – Саратов: Издательство «Научная книга», 2002. – 160 с. – Текст: непосредственный.

Гроздов, Б. В. Дендрология / Б. В. Гроздов. – Москва-Ленинград: Гослесбумиздат, 1952. – 437 с. – Текст: непосредственный.

Гроздова, Н. Б. Береза / Н. Б. Гроздова. – Москва: Лесная промышленность, 1979. – 78 с. – Текст: непосредственный.

Гроздова, Н. Б. Занимательная дендрология / Н. Б. Гроздова. – Москва: 1991.

– 208 с. – Текст: непосредственный.

Громадин, А. В. Дендрология / А. В. Громадин, Д. Л. Матюкин. – Москва: Академия, 2010. – 366 с. – Текст: непосредственный.

Губанов, И. А. *Quercus robur* L. – Дуб черешчатый / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров – Текст: непосредственный // Иллюстрированный определитель растений Средней России. В 3-х томах. Т. 2. Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). – Москва: Товарищество научных изданий КМК, Институт технологических исследований, 2003. – С 34.

Гудериан, Р. Загрязнение воздушной среды / Р. Гудериан. – Москва: Мир, 1979. – 200 с. – Текст: непосредственный.

Гуров, А. Ф. Динамика товарности березовых насаждений в зависимости от происхождения и возраста / А. Ф. Гуров. – Москва: Лесная промышленность, 1965. – 21 с. – Текст: непосредственный.

Гусев, Н. А. Взаимозависимость некоторых показателей водного режима растений и влияние на нее условий внешней среды / Н. А. Гусев – Текст: непосредственный // Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью: Сборник научных статей. – Москва: Издательство АН СССР, 1963. – С. 43-49.

Данилов, Д. Н. Влияние плодоношения на структуру годичного слоя / Д. Н. Данилов – Текст: непосредственный // Ботанический журнал. – 1953. – Т. 38, № 3. – С. 367-377.

Данилов-Данильян, В. И. Окружающая среда между прошлым и будущим: мир и Россия (опыт эколого-экономического анализа) / В. И. Данилов-Данильян, В. Г. Горшков, Ю. М. Арский, К. С. Лосев. – Москва: Производственно-издательский комбинат ВИНТИ РАН, 1994. – 134 с. – Текст: непосредственный.

Данченко, А. М. Феногеографический анализ структуры популяций березы в Северном Казахстане / А. М. Данченко – Текст: непосредственный // Труды Института экологии растений и животных. Вып. 91. Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. – Свердловск:

Уральский рабочий, 1975. – С. 18-25.

Дашкевич, А. П. Водный режим [древесных] растений в условиях промышленного загрязнения рудного Алтая / А. П. Дашкевич – Текст: непосредственный // Тезисы докладов всесоюзного совещания «Актуальные задачи физиологии и биохимии растений в ботанических садах СССР», г. Звенигород, 14-16 октября 1984 г. – Пушино: ГБС АН СССР, 1984. – С. 52.

Демаков, Ю. П. Защита растений. Жизнеспособность и жизнестойкость древесных растений / Ю. П. Демаков. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. – 76 с. – Текст: непосредственный.

Демьянов, В. А. Влияние промышленного загрязнения на радиальный прирост *Larix Gmelinii* (Pinaceae) / В. А. Демьянов, Л. И. Китсинг, В. Т. Ярмишко – Текст: непосредственный // Известия РАН. Серия биологическая. – 1996. – № 4. – С. 490-494.

Добросердова, И. В. Влияние засухи на водный режим некоторых гибридов тополей / И. В. Добросердова – Текст: непосредственный // Бюллетень Всесоюзного института агролесомелиорации. – 1967. – Вып. 2 (54). – С. 39-42.

Довгушина, В. В. Антропогенные воздействия на природную среду / В. В. Довгушина, М. Н. Тихонов – Текст: непосредственный // Медицинские катастрофы. – 1994. – № 3-4. – С. 154-160.

Донцов, А. С. Оценка состояния окружающей среды г. Красноярска по состоянию фотосинтетического аппарата ели сибирской / А. С. Донцов, Л. Н. Сунцова, Е. М. Иншаков – Текст: непосредственный // Хвойные бореальной зоны. – 2016. – Т. 37, № 5-6. – С. 246-250.

Дончева-Бонева, М. Н. Воздействие токсических газов на содержание пигментов в хвое сосны обыкновенной / М. Н. Дончева-Бонева – Текст: непосредственный // Материалы международной научной конференции «Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы», Т. 1, г. Москва, 1996 г. – Москва: МГУЛ, 1996. – С. 56-57.

Дылис, Н. В. Лиственница / Н. В. Дылис. – Москва: Лесная промышленность,

1981. – 96 с. – Текст: непосредственный.

Дылис, Н. В. Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории / Н. В. Дылис. – Москва: Издательство МОИП, 1947. – 137 с. – Текст: непосредственный.

Еремин, В. М. Анатомическое строение коры стебля некоторых видов семейства *Ericaceae* / В. М. Еремин, В. И. Бойко – Текст: непосредственный // Ботанический журнал. – 1998. – Т.83, № 8. – С. 1-15.

Ермаков, В. И. Исследования возможностей вегетативного размножения рода *Betula* / В. И. Ермаков – Текст: непосредственный // Лесовосстановление и лесное хозяйство. – Минск: Наука и техника, 1985. – С. 31-32.

Ермаков, В. И. Механизм адаптации березы повислой к условиям Севера / В. И. Ермаков. – Ленинград: Наука, 1986. – 144 с. – Текст: непосредственный.

Ермолаев, И. В. Анализ фитосанитарного риска липовой моли-пестрянки / И. В. Ермолаев, Д. А. Зорина – Текст: непосредственный // Защита и карантин растений. – 2011. № 10. – С. 28-29.

Ерофеева, Е. А. Двухфазная зависимость некоторых эколого-морфологических и биохимических параметров листовой пластинки березы повислой от уровня автотранспортного загрязнения / Е. А. Ерофеева, В. С. Сухов, М. М. Наумова – Текст: непосредственный // Поволжский экологический журнал. – 2009. – № 4. – С. 288-295.

Жидкова, Н. Ю. Ассимиляционный аппарат и транспирация лиственницы сибирской в городских посадках / Н. Ю. Жидкова, П. А. Феклистов – Текст: непосредственный // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы: Материалы совещания. – Тула: Гриф и К°, 2001. – С. 345-347.

Жизнь растений: в 6 т. Т. 6: Цветковые растения / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. – Москва: Просвещение, 1982. – 543 с. – Текст: непосредственный.

Жиров, В. К. Взаимодействия структур различных уровней организации и адаптационные стратегии растений / В. К. Жиров, А. Х. Хаитбаев, А. Ф. Говорова, О. Б. Гонтарь – Текст: непосредственный // Вестник МГТУ. – 2006. – Т. 9, № 5. – С. 725-728.

Жиров, В. К. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере / В. К. Жиров, Е. И. Голубева, А. Ф. Говорова, А. Х. Хаитбаев. – Москва: Наука, 2007. – 166 с. – Текст: непосредственный.

Жуков, Р. С. Влияние природных экологических факторов на прирост дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях природного заказника «Долина реки Сетунь» / Р. С. Жуков – Текст: непосредственный // Лесной вестник. – 2014. – Т. 5. – С 58-66.

Завадский, К. М. Вид и видообразование / К. М. Завадский. – Ленинград: Наука, 1968. – 404 с. – Текст: непосредственный.

Зайцев, Г. А. Особенности формирования корневых систем сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) в техногенных условиях Предуралья (Уфимский промышленный центр): специальность 03.00.05 «Ботаника»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Зайцев Глеб Анатольевич; Башкирский государственный университет. – Уфа. 2000. –178 с. – Текст: непосредственный.

Зайцев, Г. А. Радиальный прирост березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях липецкого промышленного центра/ Г. А. Зайцев, К. В. Логвинов – Текст: непосредственный // Материалы пятой Международной конференции «Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-эколого-экономических систем», Самара-Тольятти, 11-14 апреля 2018 г. – Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН, 2018. – С. 73-76.

Зайцев, Г. А. Формирование корневой системы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях техногенеза (Уфимский промышленный центр) / Зайцев Г.А., Кулагин А.Ю. – Текст: непосредственный // Экология. – 2005. – № 2. -С. 146-149.

Закман, Л. М. Сезонные изменения содержания пигментов пластид в листьях местных и интродуцированных растений за Полярным кругом / Л. М. Закман – Текст: непосредственный // Ботанический журнал. – 1969. –Т. 54, № 8. – С. 1142-1157.



Зонн, С. В. Железо в почвах / С. В. Зонн. – Москва: Наука, 1982. – 207 с. – Текст: непосредственный.

Иванов Л.А. Анатомия растений / Л. А. Иванов. – Ленинград: Гослестехиздат, 1939. – 264 с. – Текст: непосредственный.

Иванов, Л. А. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях / Л. А. Иванов, А. А. Силина, Ю. Л. Цельникер – Текст: непосредственный // Ботанический журнал. – 1950. – Т. 35, № 2. – С. 171-185.

Иванченко, В. М. Водный режим и энергетический обмен растений в связи с их гомеостазом / В. М. Иванченко, Б. И. Легенченко, С. С. Кручинина – Текст: непосредственный // Водный режим растений в связи с различными экологическими условиями. – Казань: Издательство Казанского университета, 1978. – С. 236-244.

Иерусалимов, Е. Н. Последствия массового размножения дубовой хохлатки в дубравах Теллермановского лесхоза / Е. Н. Иерусалимов – Текст: непосредственный // Лесной вестник. – 2006. – № 2 (44). – С. 34-37.

Ильин, В. Б. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области / В. Б. Ильин, А. И. Сысо. – Новосибирск: Издательство СО РАН, 2001. – 229 с. – Текст: непосредственный.

Ильин, В. Б. Распределение свинца и кадмия в растениях пшеницы, выращенной на почвах, загрязненных этими элементами / В. Б. Ильин, М. Д. Степанова – Текст: непосредственный // Агрехимия – 1980. – № 5. – С. 114-119.

Ильин, В. Б. Тяжелые металлы в системе почва – растение / В. Б. Ильин. – Новосибирск: Наука, 1991. – 152 с. – Текст: непосредственный.

Ильин, С. С. К методике изучения корневой системы растений / С. С. Ильин – Текст: непосредственный // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46, № 10. – С. 1533-1537.

Илькун, Г. М. Газоустойчивость растений / Г. М. Илькун. – Киев: Наукова думка, 1971. – 146 с. – Текст: непосредственный.

Илькун, Г. М. Загрязнители атмосферы и растения / Г. М. Илькун. – Киев:

Наукова думка, 1978. – 248 с. – Текст: непосредственный.

Илькун, Г. М. Растения и промышленная среда / Г. М. Илькун, В. В. Мотрук. – Киев: Наукова думка, 1971. – С. 15-21. – Текст: непосредственный.

Кабанов, Н. Е. Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока / Н. Е. Кабанов. – Москва: Наука, 1977. – 175 с. – Текст: непосредственный.

Кабата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас. – Москва: Мир, 1989. – 439 с. – Текст: непосредственный.

Кавеленова, Л. М. К методологии экофизиологических исследований листьев древесных растений / Л. М. Кавеленова, Е. В. Малыхина, С. А. Розно, Ю. В. Смирнов – Текст: непосредственный // Поволжский экологический журнал. – 2008. – № 3. – С. 200-210.

Кавеленова, Л. М. К оценке жизненного состояния некоторых хвойных растений в насаждениях г. Самары / Л. М. Кавеленова, А. С. Владимирская – Текст: непосредственный // Самарская Лука: бюллетень. № 16. – Самара: Издательство Самарского НЦ РАН, 2005. – С. 186-191.

Казимиров, Н. И. Ель / Н. И. Казимиров. – Москва: Лесная промышленность, 1983. – 81 с. – Текст: непосредственный.

Кайбияйнен, Л. К. Макроскопические характеристики и статистические закономерности в водном обмене соснового ценоза / Л. К. Кайбияйнен – Текст: непосредственный // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1989. – С. 50-51.

Калинин, В. А. Модель оценки состояния пораженных древостоев / В. А. Калинин, В. И. Крюк, Н. А. Луганский, С. А. Шавнин – Текст: непосредственный // Экология. – 1991. – № 3. – С. 21-28.

Калинин, М. И. Корневедение: учебное пособие / М. И. Калинин. – Киев: УМК ВО, 1989. – 196 с. – Текст: непосредственный.

Калинин, М. И. Формирование корневой системы деревьев / М. И. Калинин. – Москва: Лесная промышленность, 1983. – 152 с. – Текст: непосредственный.

Калиниченко, А. А. Влияние хлорхолинхлорида на изменение некоторых

морфологических признаков у древесных растений / А. А. Калиниченко – Текст: непосредственный // Научные труды Украинской сельскохозяйственной академии. – 1973. – Вып. 94, Т. 2. – С. 56-58.

Каппер О.Г. Хвойные породы: лесоводственная характеристика / О. Г. Каппер. – Москва-Ленинград: Гослесбумиздат, 1954. – 304 с. – Текст: непосредственный.

Каразия, С. П. Типы и продуктивность березовых лесов Литовской ССР / С. П. Каразия. – Минск: Наука и техника, 1965. – 22 с. – Текст: непосредственный.

Касатиков, В. А. Влияние осадков городских сточных вод на микроэлементный состав дерново-подзолистой супесчаной почвы / В. А. Касатиков, В. Е. Рунин, С. М. Касатикова, Н. П. Шабардина – Текст: непосредственный // Агрохимия. – 1992. – № 4. – С. 85-95.

Кахаткина, М. И. Состав гумуса пойменных почв, загрязненных нефтью / М. И. Кахаткина, В. В. Цуцаева, А. В. Новак – Текст: непосредственный // Рациональное использование почв и почвенного покрова Западной Сибири: Сборник научных трудов. – Томск: Издательство ТГУ, 1986. – С. 89-97.

Качинский, Н. А. Корневая система растений в почвах подзолистого типа / Н. А. Качинский – Текст: непосредственный // Исследования в связи с водным и питательным режимом почв: Сборник научных трудов. Вып. 7. – Москва: МОСХОЗ – 1925. – 126 с.

Кириенко, Н. Н. Влияние техногенного загрязнения территории на содержание фотосинтетических пигментов в листьях лекарственных растений / Н. Н. Кириенко, П. С. Терлеева – Текст: электронный // Электронный ресурс. – 2009. URL: <https://refdb.ru/look/2770363.html>.

Киселев, В. Н. Хвойные леса Беларуси в современных климатических условиях (дендроклиматический анализ) / В. Н. Киселев, Е. В. Матюшевская, А. Е. Яротов, П. А. Митрахович. – Минск: Право и экономика, 2010. – 202 с. – Текст: непосредственный.

Кладько, Ю. В. Радиальный рост древесных видов в условиях высокой антропогенной нагрузки г. Красноярска / Ю. В. Кладько, В. Е. Бенькова – Текст:

непосредственный // Сибирский лесной журнал. – 2018. – № 4. – С. 49-57.

Клейн, Р. М. Методы исследования растений / Р. М. Клейн, Д. Т. Клейн. – Москва: Колос, 1974. – 527 с. – Текст: непосредственный.

Клепикова, Е. А. Реакция эпидермального комплекса *Betula verrucosa* и *Plantado maior* на токсическое загрязнение среды / Е. А. Клепикова, В. С. Безель, Г. И. Таршис – Текст: непосредственный // Сибирский экологический журнал. – 2002. – Т. 9, № 1. – С. 67-70.

Климат Уфы. / Под ред. В. Н. Бабиченко, М. А. Еремина. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1987. – 119 с. – Текст: непосредственный.

Ковалев, П. В. Использование дендроиндикации для экологического мониторинга в районе г. Боржоми / П. В. Ковалев, А. И. Попов, К. Г. Сараджишили, А. В. Острянин – Текст: непосредственный // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – С. 80-81.

Ковальский, В. В. Геохимическая экология / В. В. Ковальский. – Москва: Наука, 1974. – 298 с. – Текст: непосредственный.

Ковылина, О. П. Оценка жизненного состояния сосны обыкновенной в зоне техногенного загрязнения / О. П. Ковылина, И. А. Зарубина, А. Н. Ковылин – Текст: непосредственный // Хвойные бореальной зоны. – 2008. – Т. 25, № 3-4. – С. 284-289.

Кодина, Л. А. Геохимическая диагностика нефтяного загрязнения почвы / Л. А. Кодина – Текст: непосредственный // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем: Сборник научных трудов. – Москва: Наука, 1988. – С. 112–122.

Козьяков, С. Н. Ход роста липняков по типам леса в Башкирской АССР / С. Н. Козьяков – Текст: непосредственный // Труды Башкирского сельскохозяйственного института. – 1963. – Т. 11, Ч. 1. – С. 64-67.

Колесников, В. А. Методика изучения корневой системы древесных растений. 2-е издание / В. А. Колесников. – Москва: Лесная промышленность, 1972. – 152 с. – Текст: непосредственный.

Колмогорова, Е. Ю. Видовое разнообразие и жизненное состояние древесных и кустарниковых растений в зеленых насаждениях города Кемерово: специальность 03.00.05. «Ботаника»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Колмогорова Елена Юрьевна; Томский государственный университет. – Томск. 2005. 163 с. – Текст: непосредственный.

Колмогорова, Е. Ю. Жизненное состояние древесных и кустарниковых растений на территории дендрария «Зона Западной Сибири» / Е. Ю. Колмогорова – Текст: непосредственный // Материалы международной конференции «Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов», г. Кемерово, 2006 г. – Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2006. – С. 54-55.

Колмогорова, Е. Ю. Реакция пигментного комплекса древесных растений на загрязнение атмосферного воздуха выбросами автотранспорта / Е. Ю. Колмогорова – Текст: непосредственный // Экологические проблемы промышленных городов: Сборник научных трудов. Ч. 1. Под ред. Т. И. Губиной. – Саратов, 2009. С. 162-164.

Коловский, Р. А. О механизме корневой конкуренции / Р. А. Коловский – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1968. – № 1. – С. 45-50.

Комаров, В. Л. Учение о виде у растений / В. Л. Комаров. – Москва: Издательство АН СССР, 1944. – 246 с. – Текст: непосредственный.

Комин, Г. Е. К методике дендроклиматологических исследований / Г. Е. Комин – Текст: непосредственный // Труды Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. – 1970. – Вып. 67. – С. 234-241.

Комин, Г. Е. Цикличность в динамике лесов Зауралья: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук / Комин Гавриил Егорович; Институт экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР. – Свердловск. 1978. – 297 с. – Текст: непосредственный.

Коноваленко, Б. Б. Экологический анализ видового состава березовых лесов Башкирского заповедника / Б. Б. Коноваленко – Текст: непосредственный // Актуальные проблемы охраны и рационального использования природных и

растительных ресурсов. – Уфа: БФАН СССР, 1987. – С. 68-69.

Коновалов, В. Ф. Выращивание березы повислой в Республике Башкортостан / В. Ф. Коновалов, Н. Н. Копылов, З. С. Чурагулова. – Уфа: БГАУ, 2001. – 25 с. – Текст: непосредственный.

Коновалов, В. Ф. Популяционная изменчивость и ход роста феноформ березы повислой в Предуралье / В. Ф. Коновалов, Э. И. Галеев – Текст: непосредственный // Материалы научно-практической конференции «Современные проблемы учета и рационального использования лесных ресурсов», г. Йошкар-Ола, 1998 г. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1998. – С. 80-81.

Коновалов, В. Ф. Селекция березы повислой / В. Ф. Коновалов, Э. И. Галеев. – Уфа: БГАУ, 2000. – 105 с. – Текст: непосредственный.

Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Сибири / И. Ю. Коропачинский. – Новосибирск: Наука, 1983. – С. 142-150. – Текст: непосредственный.

Костюченко Р. Н. Особенности суточной и сезонной транспирации некоторых представителей рода *Salix* / Р. Н. Костюченко – Текст: непосредственный // Материалы международной научно-практической конференции «Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты», г. Томск, 21-22 марта 2005 г. – Томск: Издательство СТТ, 2005. – С. 19.

Котуранов, Д. Л. Опыт и перспективы искусственного восстановления дубрав в средней полосе России: специальность 06.03.01 «Лесные культуры, селекция, семеноводство»: диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Котуранов Денис Леонидович; Московский государственный университет леса. – Москва. 2005. – 120 с. – Текст: непосредственный.

Крамер, П. Д. Физиология древесных растений / П. Д. Крамер, Т. Т. Козловский. – Москва: Лесная промышленность, 1983. – 464 с. – Текст: непосредственный.

Красильников, П. К. К вопросу о методике изучения корневых систем древесных пород при экспедиционных геоботанических исследованиях / П. К.

Красильников – Текст: непосредственный // Ботанический журнал. – 1950. – Т. 35, № 1. – С. 57-67.

Красильников, П. К. Классификация корневых систем деревьев и кустарников / П. К. Красильников – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1970. – № 3. – С. 35-44.

Красильников, П. К. Методика полевого изучения подземных частей растений (с учетом специфики ресурсоведческих исследований) / П. К. Красильников. – Ленинград: Наука, 1983. – 208 с. – Текст: непосредственный.

Круклис, М. В. Лиственница Чекановского / М. В. Круклис, Л. И. Милютин. – Москва: Наука, 1977. – 212 с. – Текст: непосредственный.

Кривма, Д. Я. Селекция березы бородавчатой на повышение продуктивности в Латвийской ССР / Д. Я. Кривма. – Рига: Зинатне, 1977. – 28 с. – Текст: непосредственный.

Крюссман, Г. Хвойные породы / Г. Крюссман. – Москва: Лесная промышленность, 1986. – 255 с. – Текст: непосредственный.

Кулагин, А. А. Лиственница Сукачева в экстремальных лесорастительных условиях Южного Урала / А. А. Кулагин, Г. А. Зайцев. – Москва: Наука, 2008. – 171 с. – Текст: непосредственный.

Кулагин, А. А. Реализация адаптивного потенциала древесных растений в экстремальных лесорастительных условиях: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук / Кулагин Андрей Алексеевич; Институт экологии Волжского бассейна РАН. – Тольятти. 2006. – 430 с. – Текст: непосредственный.

Кулагин, А. А. Эколого-физиологические особенности тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) в условиях загрязнения окружающей среды металлами: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Кулагин Андрей Алексеевич; Институт экологии Волжского бассейна РАН. – Тольятти. 2002. – 166 с. – Текст: непосредственный.

Кулагин, А. Ю. Роль древесных растений в ограничении циркуляции

некоторых металлов в техногенных ландшафтах / А. Ю. Кулагин, А. А. Баталов, Р. Х. Гиниятуллин, Р. Н. Салихова – Текст: непосредственный // Тяжелые металлы в окружающей среде. Материалы международного симпозиума. – Пущино: ОНТИ НЦБИ, 1997. – С. 43-49.

Кулагин, А. Ю. Средостабилизирующая роль лесных насаждений в условиях Стерлитамакского промышленного центра / А. Ю. Кулагин, Р. Х. Гиниятуллин, Р. В. Уразгильдин. – Уфа: Гилем, 2010. – 108 с. – Текст: непосредственный.

Кулагин, Ю. З. Газоустойчивость и засухоустойчивость древесных пород / Ю. З. Кулагин – Текст: непосредственный // Труды Института биологии Уральского филиала АН СССР. Вып. 43. Физиология и экология древесных растений. Материалы первого Уральского совещания. – Свердловск: Издательство Уральского филиала АН СССР, 1965. – С. 129-132.

Кулагин, Ю. З. Древесные растения и промышленная среда / Ю. З. Кулагин. – Москва: Наука, 1974. – 125 с. – Текст: непосредственный.

Кулагин, Ю. З. Индустриальная дендрэкология и прогнозирование / Ю. З. Кулагин. – Москва: Наука, 1985. – 118 с. – Текст: непосредственный.

Кулагин, Ю. З. Лесообразующие виды, техногенез и экологическое прогнозирование / Ю. З. Кулагин. – Москва: Наука, 1980. – 116 с. – Текст: непосредственный.

Кулагин, Ю. З. Особенности распространения лиственницы Сукачева на Южном Урале / Ю. З. Кулагин – Текст: непосредственный // Научная конференция, посвященная 50-летию Башкирской АССР: Рефераты докладов. – Уфа: [Б. и.], 1969. – С. 132-133.

Кулагин, Ю. З. Сравнительно-экологическая характеристика ольхи черной и серой, березы пушистой и сосны обыкновенной в условиях заболоченных лесов Ильменского заповедника / Ю. З. Кулагин – Текст: непосредственный // Труды Ильменского заповедника. Вып. 8. Флора и растительность Ильменского государственного заповедника им. Ленина. – Свердловск: [б. и.], 1961. – С. 145-155.

Куперман, Ф. М. Теория индивидуального развития и пути управления природой организма / Ф. М. Куперман. – Москва: МГУ, 1962. – 68 с. – Текст:



непосредственный.

Курбатова, А. С. Экология города / А. С. Курбатова, В. Н. Башкин, Н. С. Касимов. – Москва: Научный мир, 2004. – 624 с. – Текст: непосредственный.

Курнаев, С. Ф. Основные типы леса Средней части Русской Равнины / С. Ф. Курнаев. – Москва: Наука, 1968. – 354 с. – Текст: непосредственный.

Кучеров, Е. В. Дикорастущие лекарственные растения Башкирии / Е. В. Кучеров, Д. Н. Лазарева, В. К. Десяткин и др. – Уфа: Башкнигоиздат, 1975. – 320 с. – Текст: непосредственный.

Кучеров, С. Е. Влияние массовых размножений листогрызущих насекомых и климатических факторов на радиальный прирост древесных растений: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Кучеров Сергей Евгеньевич; Институт экологии растений и животных УрО РАН. – Свердловск. 1988. – 211 с. – Текст: непосредственный.

Кучеров, С. Е. Особенности радиального прироста дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) На хребте Каратау (Южный Урал) / С. Е. Кучеров, А. А. Мулдашев – Текст: непосредственный // Вестник ВГУ, Серия: География. Геоэкология. – 2011. – № 1. – С. 95-96.

Кучеров, С. Е. Реконструкция летних осадков на Южном Урале за последние 375 лет на основе анализа радиального прироста лиственницы Сукачева / С. Е. Кучеров – Текст: непосредственный // Экология. – 2010. – № 4. – С. 248-256.

Кучеров, С. Е. Характеристика радиального прироста дуба в лесных насаждениях г. Уфы / С. Е. Кучеров – Текст: непосредственный // Дендрозэкология: техногенез и вопросы лесовосстановления: сборник трудов. – Уфа: Гилем, 1996. – С. 65-79.

Легощина, О. М. Оценка ростовых процессов у древесных растений в условиях преобладающего влияния выбросов промзоны г. Кемерово / О. М. Легощина – Текст: непосредственный // Бюллетень науки и практики. 2016. – №5. – С. 14-19.

Леса Башкортостана / Под. ред. А. Ф. Хайретдинова. – Уфа: БГАУ, 2004.

– 400 с. – Текст: непосредственный.

Лир, Х. Физиология древесных растений / Х. Лир, Г. Польстер, Г. И. Фидлер. – Москва: Лесная промышленность, 1974. – 424 с. – Текст: непосредственный.

Лихолат, Ю. В. Оценка жизнедеятельности растений древесных группировок в условиях Индустриального Приднепровья с помощью показателей водного режима / Ю. В. Лихолат, Л. П. Мыщик – Текст: непосредственный // Материалы международной научной конференции «Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы», Т. 1, г. Москва, 1996 г. – Москва: МГУЛ, 1996. – С. 70-71.

Ловелиус, Н. В. Изменчивость прироста деревьев / Н. В. Ловелиус. – Ленинград: Наука, 1979. – 232 с. – Текст: непосредственный.

Ловелиус, Н. В. Радиальный прирост сосны обыкновенной в степи и лесостепи в эпохи максимумов и минимумов 11-летнего цикла активности Солнца / Н. В. Ловелиус, А. Л. Бельгард, Ю. И. Грицан – Текст: непосредственный // Биомониторинг лесных экосистем степной зоны. – Днепропетровск: Видавництво ДДУ, 1992. – С. 71-81.

Лукина, Ю. М. Влияние техногенного загрязнения комбината «Североникель» на рост и развитие древесных растений: на примере *Betula Czerepanovii* Orlova: специальность 03.02.08 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Лукина Юлия Михайловна; Петрозаводский государственный университет. – Петрозаводск. 2011. – 177 с. – Текст: непосредственный.

Майдебура, И. С. Влияние загрязнения воздушного бассейна города Калининграда на анатомо-морфологические особенности и биохимические показатели древесных растений: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Майдебура Ирина Сергеевна; Российский государственный университет имени Иммануила Канта. – Калининград. 2006. – 146 с. – Текст: непосредственный.

Мак Кленахен, Дж. Р. Изменения в лесном сообществе в связи с загрязнением

воздуха / Дж. Р. Мак Кленахен – Текст: непосредственный // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 1. – Таллинн: АН ЭССР. – 1982. – С. 79-96.

Максимов, Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и морозостойкости растений. Т. 1. Физиологические основы засухоустойчивости растений / Н. А. Максимов. – Москва: Издательство АН СССР, 1952. – 575 с. – Текст: непосредственный.

Мамаев, В. В. Сезонные изменения биомассы молодых поглощающих корней дуба в южной лесостепи / В. В. Мамаев – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 2000. – № 4. – С. 44-50.

Мамаев, С. А. Виды хвойных на Урале и их использование в озеленении / С. А. Мамаев. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983 – 110 с. – Текст: непосредственный.

Мартьянов, Н. А. Широколиственно-хвойные леса Уфимского плато: фитоценотическая характеристика и возобновление / Н. А. Мартьянов, А. А. Баталов, А. Ю. Кулагин. – Уфа: Гилем, 2002. – 222 с. – Текст: непосредственный.

Марценюк, В. Б. Зависимость повреждаемости листьев растений от концентрации газа и экспозиции опыта / В. Б. Марценюк – Текст: непосредственный // Газоустойчивость растений: Сборник статей. Под ред. В. С. Николаевского. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 173.

Масауки, А. Зависимость удельной площади листвы у лиственницы японской от интенсивности освещения сезона, густоты насаждений и удобрений / А. Масауки – Текст: непосредственный // Journal of Japanese Forest Society. – 1971. – No. 11. – P. 359-367.

Маслов С. П. Мультифункциональность и множественное обеспечение функций: взаимоотношение и роль в эволюции / С. П. Маслов – Текст: непосредственный // Макроэволюция: Материалы 1-й Всесоюзной конференции по проблемам эволюции. – Москва: [б.и.], 1984. – С. 232-233.

Маслов, С. П. Ограничения возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода / С. П. Маслов – Текст:

непосредственный // Уровни организации биол. систем. – Москва: Наука, 1980. – С. 8-19.

Матвеев, Н. М. Экологические основы аккумуляции тяжелых металлов сельскохозяйственными растениями в лесостепном и степном Поволжье / Н. М. Матвеев, В. А. Павловский, Н. В. Прохорова. – Самара: Самарский университет, 1997. – 100 с. – Текст: непосредственный.

Матвеев, С. М. Некоторые направления и результаты дендроиндикации состояния лесных экосистем в Центральной лесостепи / С. М. Матвеев, В. И. Таранков, В. В. Акулов, Е. Е. Мельников – Текст: непосредственный // Лесной вестник. – 2009. – № 1. – С. 45-55.

Матвеев, С. М. Цикличность прироста сосновых древостоев центральной лесостепи в 11-летнем цикле солнечной активности / С. М. Матвеев – Текст: непосредственный // Лесной журнал. – 2005. – № 1-2. – С. 15-22.

Махнев, А. К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез / А. К. Махнев. – Москва: Наука, 1987. – 129 с. – Текст: непосредственный.

Мацков, Ф. Ф. Распознавание живых, мертвых и поврежденных хлорофиллоносных тканей растений по реакции образования феофитина при оценке устойчивости к экстремальным воздействиям / Ф. Ф. Мацков – Текст: непосредственный // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. – Ленинград: Колос, 1976. – С. 54-60.

Мацкунас, А. А. Воздействие на лесные экосистемы аэральные выбросы транспорта Московской кольцевой дороги / А. А. Мацкунас, О. Б. Бутусов, А. М. Степанов, А. А. Маслов, Л. П. Рысин – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 2002. – № 4. – С. 69-73.

Мегалинский, П. Н. О некоторых лесоводственных свойствах берез в связи с характером коры / П. Н. Мегалинский – Текст: непосредственный // Труды Лесотехнической академии им. С.М.Кирова. – 1950 – № 68. – С. 39-48.

Медведев, В. А. Хемотолерантность высших растений и пути ее эволюции / В. А. Медведев, В. П. Тарабрин – Текст: непосредственный // Антропотолерантность наземных биоценозов и прикладная экология. – Таллин: АН ЭССР, 1977. – С.

143-146.

Мельничук, Ю. П. Влияние ионов кадмия на клеточное деление и рост растений / Ю. П. Мельничук. – Киев: Наукова думка, 1990. – 148 с. – Текст: непосредственный.

Методы биохимического анализа растений: учеб. пособие / Под ред. В. В. Полевого, Г. Б. Максимовой. – Ленинград: Издательство ЛГУ, 1978. – 192 с. – Текст: непосредственный.

Методы изучения лесных сообществ / Отв. ред. В. Т. Ярмишко, И. В. Лянгузова. – Санкт-Петербург: НИИХимии СПбГУ, 2002. – 240 с. – Текст: непосредственный.

Миркин, Б. М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций) / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с. – Текст: непосредственный.

Миркин, Б. М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений / Б. М. Миркин – Текст: непосредственный // *Общая биология*. – 1983. – Т. 44, № 5. – С. 603-613.

Миркин, Б. М. Рецензия на книгу: Грайм Дж.П. Стратегия растений и процессы в растительности. 1979 / Б. М. Миркин – Текст: непосредственный // *Общая биология*. – 1981. – Т. 42, № 4. – С. 628-631.

Миркин, Б. М. Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. – 488 с. – Текст: непосредственный.

Миркин, Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б. М. Миркин. – М.: Наука, 1985. – 136 с. – Текст: непосредственный.

Миронов, С. В. Таксационная характеристика березняков Башкирского Зауралья в связи с перспективами их промышленного освоения / С. В. Миронов – Текст: непосредственный // *Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов*. – Уфа: БФАН СССР, 1974. – С 19-21.

Моисеев, П. А. Радиальный прирост ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) разного возраста на верхнем пределе ее произрастания в горах Южного Урала (на

примере массива Иремель) / П. А. Моисеев, А. В. Григорьева, К. В. Главацких – Текст: непосредственный // Молодой ученый. – 2016. – № 11. – С. 573-577.

Мокроносов, А. Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма / А. Т. Мокроносов – Текст: непосредственный // 42-е Тимирязевские чтения. – Москва: Наука, 1983. – 60 с.

Молчанова, Е. Г. Влияние метеорологических условий на интенсивность транспирации дуба при недостатке почвенной влаги / Е. Г. Молчанова – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1994. – № 1. – С. 55-71.

Морозов, Г. Ф. Учение о лесе / Г. Ф. Морозов. Москва-Ленинград: Государственное издательство, 1930 – 440 с. – Текст: непосредственный.

Мяделец, М. А. Биологически активные вещества и антиоксидантная активность растений рода *Agastache clayton ex gron. (Lamiaceae L.)*, культивируемых в условиях Среднего Урала / М. А. Мяделец, Т. А. Кукушкина, Т. А. Воробьева, Т. М. Шалдаева – Текст: непосредственный // Химия растительного сырья. – 2014. – № 4. – С. 147-152.

Напрасникова, Е. В. Биохимические и микробиологические показатели экологических функций почв / Е. В. Напрасникова – Текст: непосредственный // Почвы и повышение их производительной способности. – Новосибирск: Красноярский НИИСХ, 1993. – С. 57-60.

Неверова, О. А. Древесные растения и урбанизированная среда: экологические и биотехнологические аспекты / О. А. Неверова, Е. Ю. Колмогорова. – Новосибирск: Наука, 2003. – 222 с. – Текст: непосредственный.

Неверова, О. А. Ксерофитизация листьев древесных растений как показатель загрязнения атмосферного воздуха (на примере г. Кемерово) / О. А. Неверова, Е. Ю. Колмогорова – Текст: непосредственный // Лесное хозяйство. – 2002. – № 3. – С. 29-33.

Неверова, О. А. Морфометрическая и дендрохронологическая диагностика состояния древесных насаждений как способ индикации загрязнения урбанизированной среды / О. А. Неверова – Текст: непосредственный // Успехи современного естествознания. Биологические науки. – 2002. – № 1. – С. 57-64.

Неверова, О. А. Некоторые особенности физиолого-биохимического и анатомического строения ассимиляционного аппарата березы бородавчатой в условиях техногенного загрязнения г. Кемерово / О. А. Неверова – Текст: непосредственный // Тезисы докладов Всероссийской научно-практической конференции «Экологические и метеорологические проблемы больших городов и промышленных зон», г. Санкт-Петербург, 16-18 ноября 1999 г. Ред. И. Г. Максимова, О. Д. Рейнгеверц. – Санкт-Петербург: Издательство РГГМУ, 1999. – С. 98-100.

Немкова, В. К. Характеристика климата Башкирского Предуралья в голоцене / В. К. Немкова, В. Н. Климанов – Текст: непосредственный // Некоторые вопросы биостратиграфии, палеомагнетизма и тектоники кайнозоя Предуралья. – Уфа: Изд-во ИГБНЦ УО АН СССР, 1968. – С. 65-71.

Нестерова, А. М. Действие тяжелых металлов на корни растений. Поступление свинца, кадмия, цинка в корни, локализация металлов и механизмы устойчивости растений / А. М. Нестерова – Текст: непосредственный // Биологические науки. – 1989. – № 9. – С. 72-86.

Никифорова, Е. М. Загрязнение природной среды свинцом от выхлопных газов автотранспорта / Е. М. Никифорова – Текст: непосредственный // Вестник МГУ, серия географическая – 1975. – № 3. – С. 28-36.

Николаева, С. А. Комплексный подход и методика реконструкции роста и развития деревьев и лесных сообществ / С. А. Николаева, Д. А. Савчук – Текст: непосредственный // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2009. – № 2 (6). – С. 111-125.

Николаевский, В. С. Биологические основы газоустойчивости растений / В. С. Николаевский. – Новосибирск: Наука, 1979. – 208 с. – Текст: непосредственный.

Николаевский, В. С. Влияние анатомо-морфологического строения листьев и биологических особенностей растений на поглощение SO<sub>2</sub> и газоустойчивость / В. С. Николаевский, В. Н. Цодикова, В. В. Фиргер, А. Т. Мирошникова, В. В. Сулова, В. П. Галеева – Текст: непосредственный // Ученые записки Пермского университета. – 1971. – Вып. 2, № 256. – С. 5-55.

Николаевский, В. С. Вопросы водного режима древесных растений в связи с их газоустойчивостью / В. С. Николаевский – Текст: непосредственный // Физиология и экология древесных растений. Материалы уральского совещания. Отв. ред. Б. П. Колесников. – Свердловск: Типография издательства «Уральский рабочий», 1965. – С. 133-137.

Николаевский, В. С. Генетические и физиолого-биохимические аспекты устойчивости растений в техногенной среде / В. С. Николаевский – Текст: непосредственный // Тезисы докладов республиканской научной конференции «Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития», посвященной 25-летию Донецкого ботанического сада АН УССР, г. Донецк, сентябрь 1990 г. – Киев: Наукова думка, 1990. – С. 29-32.

Николаевский, В. С. Некоторые закономерности поглощения сернистого ангидрида древесными растениями / В. С. Николаевский – Текст: непосредственный // Ученые записки Пермского университета. – 1971. – Вып. 2, № 277. – С. 29-35.

Николаевский, В. С. Экологическая оценка загрязнения среды и состояния наземных экосистем методами фитоиндикации / В. С. Николаевский. – Москва: МГУЛ, 1998. – 191 с. – Текст: непосредственный.

Новицкая, Ю. Е. Физиолого-биохимические механизмы адаптации хвойных растений к экстремальным факторам среды / Ю. Е. Новицкая – Текст: непосредственный // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Ред. колл. А. Д. Волков, В. И. Ермаков, Ю. З. Кулагин, М. А. Щербакова. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1984. – С. 42 – 51.

Носова Л. М. Особенности вертикального распределения фитомассы липы разного возраста в лесных биогеоценозах / Носова Л. М. – Текст: непосредственный // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. – 1975. – № 3. – С. 96-107.

Опыт выращивания лесных культур лиственницы в РСФСР / Сборник статей. Министерство лесного хозяйства РСФСР. – Москва: Лесная промышленность, 1976. – 104 с. – Текст: непосредственный.



Орлов, А. Я. Водный режим сосняков южной тайги / А. Я. Орлов, С. П. Кошельков, Н. А. Взнуздаев – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1970. – № 2. – С. 46-58.

Орлов, А. Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годовичного прироста органической массы в толще лесной почвы / А. Я. Орлов – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1967. – № 1. – С. 64-70.

Орлов, А. Я. Почвенная экология сосны / А. Я. Орлов, С. П. Кошельков. – Москва: Наука, 1971. – 323 с. – Текст: непосредственный.

Орлов, Ф. Я. Содержание микроэлементов в почве и хвое основных типов сосновых лесов южной тайги / Ф. Я. Орлов, Л. П. Орлова – Текст: непосредственный // Агрехимия. – 1966. – № 4. – С. 86-97.

Осаму, К. Анализ годовичных колец древесины в связи с воздействием факторов окружающей среды, вызывающих угнетение роста ели европейской на опытном лесном участке Хоккайдского университета / К. Осаму, Ф. Казуми, Н. Жан – Текст: непосредственный // Research Bulletins of the College Experiment Forests – Hokkaido University. – 1992. – Т. 49, № 1. – С. 37-57.

Оскворидзе, Т. Д. Анатомическое строение листьев и хвои основных лесобразующих пород / Т. Д. Оскворидзе. – Тбилиси: Мицнерба, 1975. – 115 с. – Текст: непосредственный.

Островская, Л. К. Физиологическая роль меди и основы применения медных удобрений / Л. К. Островская. – Киев: Урожай, 1961. – С. 16-17. – Текст: непосредственный.

Павлов, И. Н. Древесные растения в условиях техногенного загрязнения / И. Н. Павлов. – Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2005. – 370 с. – Текст: непосредственный.

Панкова, Н. А. Учет надземной массы и корней растений / Н. А. Панкова – Текст: непосредственный // Агрехимические методы исследования почв. – Москва: Издательство АН СССР, 1954. – С. 45-46.

Пастернак, П. С. Влияние промышленных эмиссий на радиальный прирост сосны / П. С. Пастернак, Г. К. Приступа, В. Г. Мазепа – Текст: непосредственный // Лесовод и агролесомелиоратор. – 1985. – № 70. – С. 16-19.

Паутова, В. Н. Транспирация основных древесных пород на большом Ушканьем острове (оз. Байкал) в разные периоды года / В. Н. Паутова – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1970. – № 6. – С. 59-62.

Пахомова, В. М. Основные положения современной теории стресса и неспецифический адаптационный синдром у растений / В. М. Пахомова – Текст: непосредственный // Цитология. – 1995. – № 1 (2). – С. 66-91.

Плеханова, И. О. Цинк и кадмий в почвах и растениях городской среды / И. О. Плеханова, А. И. Обухов – Текст: непосредственный // Цинк и кадмий в окружающей среде. – Москва: Наука, 1992. – С. 144-159.

Побединский, А. В. Сосна / А. В. Побединский. – Москва: Лесная промышленность, 1979. – 128 с. – Текст: непосредственный.

Поздняков, Л. К. Даурская лиственница / Л. К. Поздняков. – Москва: Наука, 1975. – 312 с. – Текст: непосредственный.

Полевой, В. В. Физиология роста и развития растений / В. В. Полевой, Т. С. Саламатова. – Ленинград: ЛГУ, 1991. – С. 55-60. – Текст: непосредственный.

Поликарпов, Н. П. Формирование сосновых молодняков в разных типах леса южной тайги Европейской части СССР / Н. П. Поликарпов – Текст: непосредственный // Сообщения Института леса АН СССР, Вып. 9. – Москва: Института леса АН СССР, 1958. – с. 33-42.

Поляков, В. И. Оценка влияния техногенного загрязнения на состояние древостоев в динамике / В. И. Поляков, В. В. Иванов, А. П. Абаймов, В. А. Солдатов – Текст: непосредственный // Материалы международной научно-практической конференции «Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты», г. Томск, 21-22 марта 2005 г. – Томск: STT, 2005. – С. 117-119.

Попов, В. А. Газопоглотительная способность растений / В. А. Попов, Г. М. Негруцкая, В. К. Петрова – Текст: непосредственный // Газоустойчивость растений: Сборник статей. Под ред. В. С. Николаевского. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 52-60.

Попов, В. А. Сравнительная газоустойчивость древесных растений (путем

фумигации в камере) / В. А. Попов, Г. М. Негруцкая, А.Т. Шишмарева – Текст: непосредственный // Газоустойчивость растений: Сборник статей. Под ред. В. С. Николаевского. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 41-51.

Попов, Г. В. Леса Башкирии / Г. В. Попов. – Уфа: Башкирское книжное издательство, 1980. – 144 с. – Текст: непосредственный.

Попов, Г. В. Леса Башкирии / Г. В. Попов. – Уфа: Башкирское книжное издательство, 1980. – 144 с. – Текст: непосредственный.

Попов, П. П. Гибридная ель на северо-востоке Европы / П. П. Попов – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1996. – № 2. – С. 62-72.

Попов, П. П. Изменчивость формы семенных чешуй и структура уральских популяций ели сибирской / П. П. Попов – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1980. – № 6. – С. 19-25.

Правдин, Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР / Л. Ф. Правдин. – Москва: Наука, 1975. – 176 с. – Текст: непосредственный.

Правдин, Л. Ф. Рецензия на книгу: Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. – Ленинград: Наука, 1978. – 189 с. / Л. Ф. Правдин – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1979. – № 6. – С. 85-88.

Правдин, Л. Ф. Сосна обыкновенная (изменчивость, внутривидовая систематика и селекция) / Л. Ф. Правдин. – Москва: Наука, 1964. – 201 с. – Текст: непосредственный.

Пряхин, В. Д. Пригородные леса / В. Д. Пряхин, В. Т. Николаенко. – Москва: Лесная промышленность, 1981. – 248 с. – Текст: непосредственный.

Пугачев, П. Г. Некоторые эколого-морфологические особенности лиственницы Сукачева в степном Зауралье / П. Г. Пугачев – Текст: непосредственный // Экология. – 1973. – № 3. – С. 31-35.

Путенихин, В. П. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура) / В. П. Путенихин, З. Х. Шигапов, Г. Г. Фарукшина. – Москва: Наука, 2005. – 180 с. – Текст: непосредственный.

Путенихин, В. П. Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость,

популяционная структура и сохранение генофонда) / В. П. Путенихин. – Уфа: УНЦ РАН, 1993. – 195 с. – Текст: непосредственный.

Путенихин, В. П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: специальность 06.03.01 «Лесные культуры, селекция, семеноводство»: диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук / Путенихин Валерий Петрович; Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН. – Красноярск. 2000. – 482 с. – Текст: непосредственный.

Работнов, Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» растений / Т. А. Работнов – Текст: непосредственный // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1975. – Т. 80, Вып. 2 – С. 5-16.

Работнов, Т. А. О типах стратегии растений / Т. А. Работнов – Текст: непосредственный // Экология. – 1985. – № 3. – С. 3-12.

Работнов, Т. А. Фитоценология. 3-е изд. / Т. А. Работнов. – Москва: МГУ, 1992. – 350 с. – Текст: непосредственный.

Радостева, Э. Р. Эколого-биологическая характеристика насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth) при лесной рекультивации отвалов горнодобывающей промышленности (Республика Башкортостан): специальность 03.02.08 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Радостева Эльза Рауфовна; Институт биологии Уфимского научного центра Российской академии наук. – Уфа. 2011. – 190 с. – Текст: непосредственный.

Раменский, Л. Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель / Л. Г. Раменский. – Москва: Сельхозгиз, 1938. – 620 с. – Текст: непосредственный.

Раменский, Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии / Л. Г. Раменский – Текст: непосредственный // Советская ботаника. – 1935. – № 4. – С. 25-42.

Раскатов, П. Б. Экологическая анатомия вегетативных органов деревьев и кустарников / П. Б. Раскатов. – Воронеж: Издательство Воронежского

университета, 1979. – 180 с. – Текст: непосредственный.

Рахтеенко, И. Н. Комплексный метод исследования корневых систем растений / И. Н. Рахтеенко, Б. И. Якушев – Текст: непосредственный // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. – Ленинград: Наука, 1968. – С. 174-178.

Рахтеенко, И. Н. Корневые системы древесных и кустарничковых пород / И. Н. Рахтеенко. – Москва: Гослесбумиздат, 1952. – 106 с. – Текст: непосредственный

Рахтеенко, И. Н. Рост и формирование корневой системы сосны в различных типах леса / И. Н. Рахтеенко – Текст: непосредственный // Дендрология и лесоведение: сборник научных трудов. – Минск: Наука и техника, 1967. – С. 100-116.

Риклефс, Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс. – Москва: Мир, 1979. – 424 с. – Текст: непосредственный.

Рожков, А. С. Действие фторсодержащих эмиссий на хвойные деревья / А. С. Рожков, Т. А. Михайлова. – Новосибирск: Наука, 1989. – 155 с. – Текст: непосредственный

Романовский, А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea Abies* (Pinaceae) в Брянском полесье / А. М. Романовский – Текст: непосредственный // Ботанический журнал. – 2001. – Т. 86, № 8. – С. 72-85.

Рубцов, В. В. Влияние метеофакторов на прирост древесины дуба черешчатого / В. В. Рубцов, И. А. Уткина – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1995. – № 1. – С. 24-34.

Румянцев, Д. Е. Диагностика особенностей роста сосны и ели в Южной Карелии с использованием методов дендрохронологии: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Румянцев Денис Евгеньевич; Московский государственный университет леса. – Москва. 2001 – 115 с. – Текст: непосредственный.

Рунова, Н. Г. Влияние биотических факторов на состояние зеленых насаждений в городской среде / Н. Г. Рунова, Е. М. Рунова, Л. Ч. Ворошилова –

Текст: непосредственный // Материалы международной научно-практической конференции «Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты», г. Томск, 21-22 марта 2005 г. – Томск: STT, 2005. – С. 27-29.

Рутковский, И. В. Биоэлектрическая активность тополей разного физиологического состояния в суточном и сезонном ритмах / И. В. Рутковский – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1973. – № 1. – С. 51-57.

Рязанцева, Л. А. Влияние промышленного загрязнения атмосферы на водный режим древесных растений / Л. А. Рязанцева, А. С. Спахова // Газоустойчивость растений: Сборник статей. Под ред. В. С. Николаевского. – Новосибирск: Наука, 1980. – 243 с.

Санитарный и лесопатологический обзор состояния лесов Республики Башкортостан. – Уфа: МПР РБ, 2013. – 58 с. – Текст: непосредственный.

Санников, С. Н. Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье / С. Н. Санников – Текст: непосредственный // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье: Сборник статей. Труды Института экологии растений и животных, Вып. 101. Отв. ред. Б. П. Колесников, Е. П. Смолоногов. – Свердловск: РИСО УНЦ АН СССР, 1976. – С. 126-165.

Санников, С. Н. Очерки по теории лесной популяционной биологии / С. Н. Санников, Н. С. Санникова, И. В. Петрова. – Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. – 372 с. – Текст: непосредственный.

Сарбаева, Е. В. Эколого-физиологические адаптации различных декоративных форм туи западной в городских условиях / Е. В. Сарбаева – Текст: непосредственный // Современные аспекты экологии и экологического образования: Материалы Всероссийской конференции. 19-23 сентября 2005 г., г. Казань – Казань: [Б. и.], 2005. – С. 162-164.

Сачок, Г. И. Пространственно-временная структура гидрометеорологического режима Белоруссии и прилегающих регионов / Г. И. Сачок. – Минск: Наука и техника, 1980. – 221 с. – Текст: непосредственный.

Свистун, Г. Ф. Изменчивость генеративных органов лиственницы Сукачева

Южного Урала и связь ее с продуктивностью популяции / Г. Ф. Свистун – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1970. – № 1. – С. 24-37.

Сейдафаров, Р. А. Эколого-биологические особенности липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в условиях техногенного загрязнения (на примере Уфимского промышленного центра): специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Сейдафаров Рустэм Адылевич; Институт биологии Уфимского научного центра Российской академии наук – Уфа. 2009. – 221 с. – Текст: непосредственный.

Сенькина, С. Н. Показатели водообмена хвои *Picea obovata* (Pinaceae) в условиях аэротехногенного загрязнения (Республика Коми) / С. Н. Сенькина – Текст: непосредственный // Растительные ресурсы. – 2017. – Т. 53 (2). – С. 255-264.

Сенькина, С. Н. Эколого-физиологическая характеристика транспирации хвойных древесных растений в фитоценозах севера / С. Н. Сенькина – Текст: непосредственный // Экология. – 2002. – № 4. – С. 254-260.

Сергейчик, С. А. Устойчивость древесных растений в техногенной среде / С. А. Сергейчик. – Минск: Навука і тэхніка, 1994. – 280 с. – Текст: непосредственный.

Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И. Г. Серебряков. – Москва: Высшая школа, 1962. – 378 с. – Текст: непосредственный.

Серебрякова, Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм / Т. И. Серебрякова. – Москва: Наука, 1971. – 359 с. – Текст: непосредственный.

Сидорович, Е. А. Устойчивость интродуцированных растений к газообразным соединениям серы в условиях Белоруссии / Е. А. Сидорович, Н. В. Гетко. – Минск: Наука и техника, 1979. – 72 с. – Текст: непосредственный.

Силаева, А. М. Структура хлоропластов и факторы среды / А. М. Силаева. – Киев: Наукова думка, 1978. – 203 с. – Текст: непосредственный.

Ситникова, А. С. Влияние промышленных загрязнений на устойчивость растений / А. С. Ситникова. – Алма-Ата: Наука, 1990. – 88 с. – Текст:

непосредственный.

Скотников, Д.В. Дендроэкологическая характеристика ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях нефтехимического загрязнения (Уфимский промышленный центр): специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Скотников Дмитрий Валерьевич; Институт биологии Уфимского научного центра Российской академии наук. – Уфа. 2007. –160 с. – Текст: непосредственный.

Слейчер, Р. Водный режим растений / Р. Слейчер. – Москва: Мир, 1970. – 366 с. – Текст: непосредственный.

Смирнов, И. А. Влияние сернистого газа на водный режим древесных и кустарниковых растений / И. А. Смирнов – Текст: непосредственный // Газоустойчивость растений: Сборник статей. Под ред. В. С. Николаевского. – Новосибирск: Наука, 1980. – 243 с.

Смирнов, И. А. Сортоиспытание тополей на засоленных почвах / И. А. Смирнов – Текст: непосредственный // Актуальные вопросы озеленения и устойчивости древесных и кустарниковых пород в Центральном Казахстане: сборник научных трудов (Министерство сельского хозяйства КазССР. Балхашевское опытное поле). – Алма-Ата: Кайнар, 1975. – С. 67-78.

Соколов, С. Я. *Quercus robur* L. – Дуб черешчатый / С.Я. Соколов – Текст: непосредственный // Деревья и кустарники СССР. Т 2. Под ред. С. Я. Соколова. – Москва-Ленинград: Издательство АН СССР, 1952. – С. 390-493.

Соколов, С. Я. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т.1. / С. Я. Соколов, О. А. Связева, В. А. Кубли. – Ленинград: Наука, 1977. – 164 стр. – Текст: непосредственный.

Соколов, С. Я. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т.2. / С. Я. Соколов, О. А. Связева, В. А. Кубли. – Ленинград: Наука, 1980. – 144 с. – Текст: непосредственный.

Соколов, С. Я. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т.3. / С. Я. Соколов, О. А. Связева, В. А. Кубли. – Ленинград: Наука, 1986. – 182 с. – Текст: непосредственный.



Состояние и пути улучшения дубрав РСФСР. – Воронеж: Воронежский университет, 1975. – 163 с. – Текст: непосредственный.

Спесивцева, В. И. Структурные изменения стебля древесных растений в условиях аэротехногенного загрязнения / В. И. Спесивцева – Текст: непосредственный // Тезисы докладов II (X) Съезда РБО «Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков», Т. 1, г. Санкт-Петербург, 26-29 мая 1998 г.– Санкт-Петербург: БИН РАН, 1998. – С. 75-76.

Спицына, Н. Т. Лесоводственная оценка и пылеаккумулирующие свойства березняков в районе карьера по добыче известняка / Н. Т. Спицына, О. Н. Зубарева, В. Д. Перевозникова – Текст: непосредственный // Лесной журнал. – 2001. – № 5-6. – С. 34-42.

Спицына, Н. Т. Фитомасса и пылеаккумулирующие свойства березовых лесов в условиях открытых горных разработок / Н. Т. Спицына, Л. Н. Скрипальщикова – Текст: непосредственный // Экология. – 1991. – № 6. – С. 17-22.

Справочник лесоведа / Под. ред. Н. Я. Милокоста. – Харьков: Книжная фабрика им. Фрунзе Главполиграфиздата Министерства культуры УССР, 1959. – 505 с. – Текст: непосредственный.

Сродных, Т. Б. Фенология культур березы и лиственницы в условиях магнетитового запыления / Т. Б. Сродных, С. А. Менщиков – Текст: непосредственный // Проблемы рекультивации нарушенных земель. Под ред. А. К. Махнева. – Свердловск: УрО АН СССР, 1988. – С. 150.

Стравинскене, В. П. Изменение радиального прироста деревьев в зоне действия промышленного загрязнения / В. П. Стравинскене – Текст: непосредственный // Лесное хозяйство. – 1987. – № 5. – С. 34-36.

Сукачев, В. Н. К истории развития лиственниц / В. Н. Сукачев – Текст: непосредственный // Лесное дело. – Москва-Ленинград: Новая деревня, 1924. – С. 12-44.

Сукачев, В. Н. Программа и методика биогеоценологических исследований / В. Н. Сукачев. – Москва: Наука, 1966. – 333 с. – Текст: непосредственный.

Султанова, Р. Р. Формирование нектарных липняков / Р. Р. Султанова, Р. М.

Мустафин, К. М. Габдрафиков. – Уфа: Башкирский государственный аграрный университет, 2001. – 72 с. – Текст: непосредственный.

Сунцова, Л. Н. Оценка состояния городской среды методом фитоиндикации (на примере г. Красноярска) / Л. Н. Сунцова, Е. М. Иншаков, Е. В. Козик – Текст: непосредственный // Лесной журнал. – 2011. – № 4. – С. 29-32.

Сулова, В. В. Влияние кислых газов на пигментный состав листьев древесных и газонных растений / В. В. Сулова, В. С. Николаевский – Текст: непосредственный // Ученые записки Пермского университета. – 1971. – Вып. 256. – С. 93-132.

Сухарева, Т. А. Химический состав и морфометрические характеристики хвои ели сибирской на Кольском полуострове в процессе деградиционной сукцессии лесов / Т. А. Сухарева, Н. В. Лукина – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 2004. – № 2. – С. 36-43.

Табакова, М. А. Зависимость радиального прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от локальных условий произрастания / М. А. Табакова, А. В. Кирдянов, М. В. Брюханова, А. С. Прокушкин – Текст: непосредственный // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2011. – No. 4. – P. 314-324.

Тамм, Ю. А. О морфометрии листа осины / Ю. А. Тамм, Я. М. Ханнус – Текст: непосредственный // Metsanduslikuduurimused 13. – Tallinn: Valgus, 1977. – С. 33-40.

Тарабрин, В. П. Водный режим и устойчивость древесных растений к промышленным загрязнениям / В. П. Тарабрин – Текст: непосредственный // Газоустойчивость растений: Сборник статей. Под ред. В. С. Николаевского. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 18-29.

Тарабрин, В. П. Изменение содержания серы в листьях растений под влиянием промышленных выбросов металлургических и коксохимических заводов / В. П. Тарабрин, Л. В. Чернышова, В. С. Макагонов, В. И. Ханахбаев – Текст: непосредственный // Зеленое строительство в степной зоне УССР. – Киев: Наукова думка, 1970. – С. 185-190.

Тарабрин, В. П. Природа устойчивости растений к промышленным

эксгалатам / В. П. Тарабрин – Текст: непосредственный // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1984. – С. 90-97.

Тарабрин, В. П. Физиолого-биохимические механизмы взаимодействия загрязнений и растений / В. П. Тарабрин – Текст: непосредственный // Растения и промышленная среда. – Днепропетровск: ДГУ, 1990. – С. 64-71.

Таранков, В. И. Особенности прогноза динамики прироста в зеленомошных сосняках Иркутской области / В. И. Таранков, Д. Н. Мамонов, И. А. Колычев. – Воронеж: Издательство ВЛИ, 1992. – С. 5. – Текст: непосредственный.

Таранков, В. И. Радиальный прирост древостоев сосны обыкновенной в зоне действия промышленного загрязнения / В. И. Таранков, С. М. Матвеев – Текст: непосредственный // Лесной журнал. – 1994. – № 4. – С. 48-51.

Тарановская, М. П. Методы изучения корневых систем / М. П. Тарановская. – Москва: Сельхозгиз, 1957. – 216 с. – Текст: непосредственный.

Тахтаджян, А. А. Высшие растения. Т. 1 / А. А. Тахтаджян. – Москва-Ленинград: АН СССР, 1956. – 488 с. – Текст: непосредственный.

Тимофеев, В. П. Лесные культуры лиственницы / В. П. Тимофеев. – Москва: Лесная промышленность, 1977. – 216 с. – Текст: непосредственный.

Тимофеев, В. П. Роль лиственницы в поднятии продуктивности лесов / В. П. Тимофеев. – Москва: Издательство АН СССР, 1961. – 159 с. – Текст: непосредственный.

Тимофеева, Ю. А. Оценка влияния листоядных вредителей на состояние липы в парковых насаждениях Санкт-Петербурга: специальность 06.03.02 «Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация» диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Тимофеева Юлия Александровна; Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М.Кирова – Санкт-Петербург. 2015. – 144 с. – Текст: непосредственный.

Тимофеев-Ресовский, Н. В. О некоторых проблемах и задачах феногенетики / Н. В. Тимофеев-Ресовский, Е. К. Гинтер, В. И. Иванов – Текст: непосредственный

// Проблемы экспериментальной биологии: сборник статей. – Москва: Наука, 1977. – С. 186-195.

Титов, А. Ф. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам: учебное пособие; Институт биологии КарНЦ РАН / А. Ф. Титов, В. В. Таланова, Н. М. Казнина. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. – 77 с. – Текст: непосредственный.

Тихомиров, А. В. Ранняя и поздняя древесина как показатель состояния у дуба черешчатого / А. В. Тихомиров – Текст: непосредственный // Тезисы всесоюзной конференции «Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах», г. Воронеж, 5-7 июня 1991 г. Научный редактор В. Г. Шаталов. – Воронеж: [б. и.], 1991. – С. 40-42.

Тишин, Д. В. Влияние природно-климатических факторов на радиальный прирост основных видов деревьев Среднего Поволжья: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Тишин Денис Владимирович; Казанский государственный университет. – Казань, 2006. – 151 с. – Текст: непосредственный.

Тишин, Д. В. Дендрэкология. Методика древесно-кольцевого анализа / Д. В. Тишин. – Казань: Казанский университет, 2011. – 33 с. – Текст: непосредственный.

Ткалич, С. М. Фитогеохимический метод поисков месторождений полезных ископаемых / С. М. Ткалич. – Ленинград: Недра, 1970. – 176 с. – Текст: непосредственный.

Ткаченко, М. Е. Общее лесоводство. Издание второе, посмертное, дополненное и исправленное / М. Е. Ткаченко – Москва-Ленинград: Гослесбумиздат, 1952. – 599 с. – Текст: непосредственный.

Толкач, О. В. Изменение годичного радиального прироста березы, дефолиированной непарным шелкопрядом *Lymantria dispar* (L.) / О. В. Толкач – Текст: непосредственный // Современные проблемы науки и образования. – 2013. – № 6. – С. 736-746.

Толмачев, А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги / А.

И. Толмачев. – Москва-Ленинград: Издательство АН СССР, 1954. – 156 с. – Текст: непосредственный.

Трофимова, О. В. Влияние степени объедания на состояние насаждений, поврежденных сосновой совкой / О. В. Трофимова, В. Н. Трофимов, А. Д. Орлинский – Текст: непосредственный // Защита леса. Межвузовский сборник научных трудов. Вып. 4. МВССО РСФСР, Ленинградская лесотехническая академия им. С. М. Кирова. Редкол.: В. А. Соловьев и др. – Ленинград: ЛТА, 1979. – С. 99-103.

Тужилкина, В. В. Комплексная оценка состояния хвои *Piceae obovata* (Pinaceae) в условиях аэротехногенного загрязнения / В. В. Тужилкина, С. Н. Плюснина – Текст: непосредственный // Растительные ресурсы. – 2014. – Т. 50, Вып. 4. – С. 579-586.

Тужилкина, В. В. Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение / В. В. Тужилкина – Текст: непосредственный // Экология. – 2009. – № 4. – С. 243-248.

Турмухаметова, Н. В. Адаптация *Tilia cordata* Mill. в городских условиях / Н. В. Турмухаметова – Текст: непосредственный // Современные аспекты экологии и экологического образования: Материалы Всероссийской конференции. 19-23 сентября 2005 г., г. Казань – Казань: [Б. и.], 2005. – С. 168-169.

Турмухаметова, Н. В. Особенности морфогенеза побегов и феноритмов *Betula pendula* Roth и *Tilia cordata* Mill. в условиях городской среды: специальность 03.00.16 «Экология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. / Турмухаметова Нина Валерьевна; Центральный сибирский ботанический сад СО РАН. – Новосибирск. 2005. – 278 с. – Текст: непосредственный.

Тутаюк, В. Х. Анатомия и морфология растений / В. Х. Тутаюк. – Москва: Высшая школа, 1972. – 336 с. – Текст: непосредственный.

Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – Москва: Прогресс, 1980. – 327 с. – Текст: непосредственный.

Уразгильдин, Р. В. Водный режим листьев тополей в условиях промышленного загрязнения / Р. В. Уразгильдин, Н. Г. Кужлева – Текст: непосредственный //

Сборник докладов научно-практической конференции «Лесное образование, наука и хозяйство», посвященной 125-летию Уфимского лесхоз-техникума, г. Уфа, 30 мая 2003 г. – Уфа: РИО РУНМЦ МО РБ, 2003. – С. 174-188.

Уразгильдин, Р. В. Эколого-биологическая характеристика тополей в условиях загрязнения окружающей среды (на примере Уфимского промышленного центра): специальность 03.00.05 «Ботаника»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Уразгильдин Руслан Вилисович; Башкирский государственный университет. – Уфа. 1989. – 172 с. – Текст: непосредственный.

Усманов, И. Ю. Экологическая физиология растений: учебник / И. Ю. Усманов, З. Ф. Рахманкулова, А. Ю. Кулагин. – Москва: Логос, 2001. – 224 с. – Текст: непосредственный.

Уткина, А. И. Лес России: энциклопедия / А. И. Уткина, Г. В. Линдемана, В. И. Некрасова, А. В. Симолина. – Москва: Большая Российская Энциклопедия, 1995. – 448 с. – Текст: непосредственный.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов/ Под ред. В. Г. Карпова. – Ленинград: Наука, 1983. – С.35-294. – Текст: непосредственный.

Федорова, Е. В. Биоаккумуляция металлов растительностью в пределах малого аэротехногенно загрязненного водосбора / Е. В. Федорова, Г. Я. Одинцова – Текст: непосредственный // Экология. – 2005. – № 3. – С. 26-31.

Физико-географическое районирование Башкирской АССР / Ред. коллегия: И. П. Кадильников и др. – Текст: непосредственный // Ученые записки. Башкирский государственный университет им. 40-летия Октября. Серия географическая. Кафедра физической географии. – Уфа: [б. и.], 1964. – Т. 16, № 1 – 210 с.

Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Под ред. Н. Н. Третьякова. – Москва: Колос, 2000. – 640 с. – Текст: непосредственный.

Фильрозе, Е. М. Выявление и оценка этапов роста деревьев и насаждений / Е. М. Фильрозе – Текст: непосредственный // Дендрохронологические методы в лесоведении и экологическом прогнозировании. – Иркутск: СО АН СССР, 1987. – С. 206-208.

Флейшман, Б. С. Элементы теории потенциальной эффективности сложных систем. 2-е изд. / Б. С. Флейшман. – Смоленск: Ойкумена, 2008. – 225 с. – Текст: непосредственный.

Флора СССР. Т. 1 / Под ред. М. М. Ильина. Гл. ред. В. Л. Комаров – Ленинград: АН СССР, 1934. – 300 с. – Текст: непосредственный.

Фролов, А. К. Изменение фотосинтетического аппарата некоторых растений в условиях городской среды / А. К. Фролов – Текст: непосредственный // Газоустойчивость растений. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 172-177.

Фуксман, И. Л. Влияние тяжелых металлов на саженцы сосны обыкновенной / И. Л. Фуксман, Т. А. Шуляковская, Г. К. Канючкова – Текст: непосредственный // Экология. – 1998. – № 4. – С. 277-281.

Хазиев, Ф. Х. Почвы Башкортостана. Т. 1: Эколого-генетическая и агропроизводственная характеристика / Ф. Х. Хазиев, А. Х. Мукатанов, И. К. Хабиров, Г. А. Кольцова, И. М. Габбасова, Р. Я. Рамазанов. – Уфа: Гилем, 1995. – 384 с. – Текст: непосредственный.

Халимов, Э. М. Экологические и микробиологические аспекты повреждающего действия нефти на свойства почвы / Э. М. Халимов, С. В. Левин, В. С. Гузев – Текст: непосредственный // МГУ, серия Почвоведение. – 1996. – № 2. – С. 59-64.

Харитонович, Ф. Н. Биология и экология древесных пород / Ф. Н. Харитонович. – Москва: Лесная промышленность, 1968. – 304 с. – Текст: непосредственный.

Хисамутдинова, В. И. Водный режим и активность фотосинтетического аппарата растений пшеницы в условиях водного дефицита / В. И. Хисамутдинова, Г. И. Пахомова, Е. А. Ожиганова и др. – Текст: непосредственный // Водный и энергетический обмен растений. – Казань: Издательство Казанского университета, 1985. – С. 39-47.

Хлонов, Ю. П. Липы и липняки Западной Сибири / Ю. П. Хлонов. – Новосибирск: Наука, 1965. – 155 с. – Текст: непосредственный.

Холоденко, Б. Г. Об особенностях водного режима белопестролистной

формы клена ясенелистного (*Acer negundo* L. f. *variegatum* Jasques) / Б. Г. Холоденко, Л. Б. Кержнерман, М. Н. Соломон – Текст: непосредственный // Известия академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. – 1965. – № 6. – С. 30-41.

Цандекова, О. Л. Особенности адаптационных перестроек хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях породного отвала угольного разреза «Кедровский» / О. Л. Цандекова, Е. Ю. Колмогорова – Текст: непосредственный // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2016. – № 6 (194). – С. 81-85.

Чепик, Ф. А. Определитель деревьев и кустарников / Ф. А. Чепик. – Москва: Агропромиздат, 1985. – 320 с. – Текст: непосредственный.

Черепанов, С. К. Сосудистые растения СССР / С. К. Черепанов. – Ленинград: Наука, 1981. – 510 с. – Текст: непосредственный.

Черненькова, Т. В. Закономерности аккумуляции металлов сосной обыкновенной фоновых и техногенных местообитаний / Т. В. Черненькова – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 2004. – № 2. – С. 1-11.

Чернышенко, О. В. Древесные растения в экстремальных условиях города / О. В. Чернышенко – Текст: непосредственный // Экология, мониторинг и рациональное природопользование: научные труды. Вып. 307(1). – Москва: МГУЛ, 2001. – С. 140-146.

Чжан, С. А. Изменение радиального прироста сосны обыкновенной в зоне длительного действия промышленного загрязнения / С. А. Чжан, О. А. Пузанова, Л. А. Чжан – Текст: непосредственный // Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2013. – Т. 35. – С. 28-32.

Чубанов, К. Д. О формах березы бородавчатой и пушистой в Березинском госзаповеднике / К. Д. Чубанов – Текст: непосредственный // Ботаника: Исследования. – 1968. – № 10. – С. 107-120.

Чуваев, П. П. Вопросы индустриальной экологии и физиологии растений / П. П. Чуваев, Ю. З. Кулагин, Н. В. Гетко. – Минск: Наука и техника, 1973. – 56с. – Текст: непосредственный.

Чупахина, Г. Н. Физиологические и биохимические методы анализа



растений: Практикум / Г. Н. Чупахина. – Калининград: Калининградский университет, 2000. – 59 с. – Текст: непосредственный.

Чурагулов, Р. С. Современное состояние лесов Башкортостана и пути повышения их устойчивости / Р. С. Чурагулов, З. С. Чурагулова – Текст: непосредственный // Экология лесов Южного Урала. – Москва: ПОЛТЕКС, 1999. – 434 с.

Шаблювский, В. В. Повреждения зеленых насаждений дымовыми отходами на промплощадках цветной металлургии / В. В. Шаблювский, Н. П. Красинский – Текст: непосредственный // Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты: Сборник работ. Под общ. ред. Н. П. Красинского; Горьковский государственный университет и Академия коммунального хозяйства им. К. Д. Памфилова. – Горький-Москва: [б. и.], 1950. – С. 191-210.

Шалыт, М. С. Методика изучения морфологии и экологии подземных частей отдельных растений и растительных сообществ / М. С. Шалыт – Текст: непосредственный // Полевая геоботаника. Т. II. Под общ. ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. – Москва-Ленинград: Издательство АН СССР, 1960. – С. 369-447.

Шаталов, Л. Спутник лесника: Справочник / Л. Шаталов, Г. М. Зайцев, Ю. А. Беляев, В. Шишкин, О. И. Рожков. – Москва: Агропромиздат, 1990. – 416 с. – Текст: непосредственный.

Шахова, О. В. Насыщенность почвы корнями в сосняке и березняке кислично-черничных / О. В. Шахова – Текст: непосредственный // Лесоведение. – 1976. – № 1. – С. 88-91.

Шевякова, Н. И. Метаболизм серы в растениях / Н. И. Шевякова. – Москва: Наука, 1979. – 166 с. – Текст: непосредственный.

Шиманюк, А. П. Биология древесных и кустарниковых пород СССР / А. П. Шиманюк. – Москва: Просвещение, 1964. – 480 с. – Текст: непосредственный.

Шиманюк, А. П. Дендрология / А. П. Шиманюк. – Москва: Лесная промышленность, 1967. – 330 с. – Текст: непосредственный.

Шишов, Л. Л. Классификация и диагностика почв России / Л. Л. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. – Смоленск: Ойкумена, 2004. – 341 с. – Текст: непосредственный.

Шиятов, С. Г. Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев в высокогорьях Урала / С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа, Г. Фриттс – Текст: непосредственный // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 1992. – № 14. – С. 125-134.

Шлык, А.А. Влияние кинетина на накопление и активность протохлорофиллида в зеленых и постэтиолированных листьях пшеницы / А. А. Шлык, Г. Вальтер, Н. Г. Аверина, Г. Е. Савченко – Текст: непосредственный // ДАН. – 1970. – Вып. 193, № 6. – С. 1429-1432.

Шлык, А.А. Развитие исследований метаболической гетерогенности фотосинтетических мембран / А. А. Шлык // Биосинтез и состояние хлорофиллов в растении. – Минск: Наука и техника, 1975. – С. 104-160. – Текст: непосредственный.

Шмальгаузен, И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии: Избранные труды / И. И. Шмальгаузен. – Москва: Наука, 1982. – 364 с. – Текст: непосредственный.

Шульгин, И. А. Формирование оптического аппарата зеленого листа в связи с энергетической адаптацией и солнечной радиацией / И. А. Шульгин, Л. А. Ходоренко – Текст: непосредственный // Научные доклады высшей школы. – 1969. – № 5. – С. 87-92.

Щетинкин, С. В. Особенности динамики радиального прироста дуба черешчатого в условиях радиоактивного загрязнения лесов центральной лесостепи / С. В. Щетинкин, Н. А. Щетинкина – Текст: непосредственный // Лесотехнический журнал. – 2014. – № 3. – С. 130-139.

Экологические проблемы урбанизированных территорий: монография / Институт географии СО РАН. – Иркутск: [б. и.], 1998. – 198 с. – Текст: непосредственный.

Экология крупного города (на примере Москвы): учеб. пособие / Под общ. ред. А. А. Минина. – Москва: Пасьева, 2001. – 192 с. – Текст: непосредственный.

Эсау, К. Анатомия растений. Т. 1, Т. 2 / К Эсау. – Москва: Мир, 1969. – 564 с. – Текст: непосредственный.

Юлашев, И. С. Опыт создания культур лиственницы в Туймазинском производственном лесохозяйственном объединении Башкирской АССР / И. С. Юлашев, Н. Ф. Морозов – Текст: непосредственный // Опыт выращивания лесных культур лиственницы в РСФСР. – Москва: Лесная промышленность, 1976. – С. 94-95.

Якушев, Б. И. Роль транспирации в газообмене листа / Б. И. Якушев – Текст: непосредственный // Доклады АН БССР. – 1974. – Т. 18, № 4. – С. 373-375.

Яновский, В. М. Энтомоиндикация состояния лесных экосистем / В. М. Яновский – Текст: непосредственный // Мониторинг состояния лесных и урбоэкосистем. – Москва: МГУЛ, 2002. – С. 78-79.

Ярмишко, В. Т. Корневая система как индикатор техногенного загрязнения / В. Т. Ярмишко – Текст: непосредственный // Ботанический журнал. – 1987. – № 3. – С. 340-346.

Ярмишко, В. Т. Методы изучения подземных частей растений / В. Т. Ярмишко – Текст: непосредственный // Методы изучения лесных сообществ. – Санкт-Петербург: Издательство НИИ Химии СПбГУ, 2002. – с. 139-153.

Ярмишко, В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере / В. Т. Ярмишко. – Санкт-Петербург: Издательство НИИ Химии СПбГУ, 1997. – 210 с. – Текст: непосредственный.

Ярмишко, В. Т. Строение, запасы и распределение в почве корневых систем растений в сообществах сосновых молодняков Кольского полуострова / В. Т. Ярмишко, В. Ф. Цветков – Текст: непосредственный // Ботанический журнал. – 1987. – № 4. – С. 496-505.

Яфаев, Э. М. Лесные культуры в окрестностях Уфимской группы нефтеперерабатывающих заводов / Э. М. Яфаев – Текст: непосредственный // Комплексное ведение лесного хозяйства Башкирии. – Уфа: [б.и.], 1975. – С. 68-70.