

УДК 582.091:574.24

К МЕТОДОЛОГИИ ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЛИСТЬЕВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Л.М. Кавеленова, Е.В. Малыхина, С.А. Розно, Ю.В. Смирнов

*Самарский государственный университет
Россия, 443011, Самара, Академика Павлова, 1
E-mail: biotest@ssu.samara.ru*

Поступила в редакцию 04.06.08 г.

К методологии экофизиологических исследований листьев древесных растений. – Кавеленова Л.М., Малыхина Е.В., Розно С.А., Смирнов Ю.В. – Листовая масса высших растений заслуживает особого внимания в качестве источника экофизиологической информации, в том числе относящейся к биомониторингу состояния окружающей среды. При этом необходимо учитывать особенности динамики и значимость биотопических условий в формировании состава листьев, что подтверждают приведенные авторами фактические данные. На основе длительных исследований в г. Самаре (лесостепь Среднего Поволжья) предлагается оптимизированная схема выполнения экофизиологического скрининга показателей листьев, требующая минимального оснащения и сокращающая временные затраты.

Ключевые слова: листья, экофизиологический скрининг, динамика компонентного состава, влияние биотопических условий.

On the methodology of tree leaf ecophysiological studies. – Kavelenova L.M., Malykhina E.V., Rozno S.A., and Smirnov Yu.V. – The leaves of higher plants seem to be an important source of ecophysiological information in many aspects, including environmental biomonitoring. Attention should be paid to the influence of dynamic features and biotopic parameters on the leaf composition, which is demonstrated by our data. On the basis of our prolonged studies made in Samara City (the Middle Volga forest-steppe) an optimized scheme of ecophysiological leaf screening with a minimal equipment and shorter duration is proposed.

Key words: leaves, ecophysiological screening, component composition dynamics, biotopic parameter effect.

ВВЕДЕНИЕ

Листья древесных растений, как листопадных, так и вечнозеленых, представляют собой важный объект для осуществления экофизиологических исследований, а в практическом плане у многих видов являются ценным сырьем для получения различных биологически активных веществ. Химический и элементный состав листьев, по сравнению с другими органами растений, наиболее богат и разнообразен, что определяется их высокой метаболической активностью и весомым преобладанием в тканевой структуре листа клеток с живыми протопластами. Так, для листьев свойственно высокое содержание воды, присутствие среди компонентов сухой массы фотосинтетических пигментов (хлорофиллы А, В, каротиноиды), белков, органических кислот, жирных кислот, в том числе ненасыщенных (линолевая, линоленовая и др.), ферментных комплексов, антиоксидантов (Гудвин, Мерсер, 1986; Гэлстон и др., 1983). В листьях всех растений, у ряда семейств – в

значительном количестве присутствуют фенольные соединения, включая танины (Волинец, Прохорчик, 1983; Запрометов, 1988, 1993). Содержание аскорбиновой кислоты и микроэлементов (зольного компонента) в листьях зачастую выше, чем в плодах (Гэлстон и др., 1986; Методы биохимического..., 1987).

Различия в биохимическом составе обнаруживаются также для листовых пластинок и черешков, где преобладают проводящие и механические ткани и почти отсутствует мезофилл: концентрация азота в черешках составляет от 3 до 6% его содержания в листовых пластинках (Ninemets, Kull, 1999), в черешках содержится меньше лигнина, но выше концентрация структурных полисахаридов.

В листьях происходит основной объем фотосинтетической работы, образуются, а у многих растений – и депонируются, различные вторичные метаболиты, что определяет их высокую значимость в межвидовых взаимодействиях (Райс, 1987; Телитченко, Остроумов, 1990; Гродзинский, 1991; Harborne, 1997; Macias et al., 2007). Наконец, в листьях синтезируются регуляторы роста со стимулирующей либо ингибирующей активностью, что является составной частью процессов управления онтогенезом растения (Кефели, 1974; Полевой, Саламатова, 1991).

Будучи периодически обновляемыми, многократно сдублированными структурами, листья представляют собой органы, умеренное изъятие которых в процессе исследования не окажет существенного негативного воздействия на организм высшего растения, но одновременно обеспечит проведение измерений в нескольких аналитических повторностях. Это соображение важно, когда объект исследования представлен немногочисленными экземплярами редких, в том числе охраняемых либо экзотических растений.

Экологическая пластичность, свойственная листовому аппарату, проявляется в изменении его компонентного состава и функциональной активности в зависимости от комплекса биотопических условий (особенности светового, гидротермического, эдафического и прочих режимов) (Исаков, Висковатова, 1984; Васильев, 1988; Кузьмин, 1989; Полевой, Саламатова, 1991; Kolb, Hart, 1997; Bussotti et al., 2000). Важно отметить, что в зависимости от экзогенных условий обнаруживаются адаптивные изменения на уровне метаболических процессов либо тканевого строения. Так, по мнению U. Ninemets (Ninemets et al., 1998), пластичность морфологических показателей листьев в большей степени, чем биохимические показатели, определяет адаптацию листьев к интенсивному световому потоку. Среди структурных особенностей, помимо традиционно рассматриваемых, привлекает к себе внимание показатель массы единицы площади листа (Кавеленова и др., 2007; Bussotti et al., 2000; Burghardt, Riederer, 2003). Масса единицы поверхности листьев (степень склерофилизованности) имеет различные показатели у растений разных экологических групп, имеет меньшие значения у теневыносливых видов (Ninemets et al., 1998) и обнаруживает связь с условиями обитания: уровнем увлажнения почвы, засолением (Bussotti et al., 2000), изменяется в зависимости от условий сезонов и видовых особенностей растений (Кавеленова и др., 2007).

При низкой освещенности, в зависимости от видовых особенностей, биохимическая адаптация листьев может оказаться более важной, чем структурная (Garcia-Plazaola, Becerril, 2000).

Оценка влияния различных составляющих биотопа на химизм и уровень метаболических процессов листьев особо важна с позиций познания механизмов, обеспечивающих реализацию адаптивных стратегий растений (Кулагин, 1985; Пахомова, 1995; Mansfield et al., 1988). Воздействие техногенного загрязнения, изменяя качество листовой массы, создает основу для использования показателей листового аппарата в фитоиндикации в качестве как аккумулирующих, так и реактивных индикаторов (Украинцева, 1991; Тютюнник, 1994; Черненко, 2002; Кавеленова, 2006).

В данной статье нам бы хотелось, основываясь на некоторых собственных данных, предложить оптимизированную схему выполнения экофизиологического скрининга показателей листьев, требующую минимального оснащения и упорядочивающую временные затраты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованные в статье данные были получены в процессе обследования насаждений г. Самары и естественных лесных массивов (Красносамарский лес в долине р. Самары) в 1990 – 2005 годах.

Климатические условия г. Самары характеризуются как континентальный климат умеренных широт. Его особенности: засушливость, высокая континентальность и большая изменчивость от года к году, особенно по количеству выпадающих осадков. Обычны жаркое, солнечное лето (среднемесячная температура июля +20.4°), холодная и продолжительная зима (средняя температура января -13.5°); каждый третий, а иногда и второй год, наблюдается летняя засуха, наступающая в различные сроки. С периодичностью 10 – 20 лет отмечаются экстремально морозные зимы (последние примеры – 1968/1969, 1978/1979, 2002/2003 гг.). В течение вегетационного периода практически в любые сроки могут сложиться условия дефицита влаги, которые будут неодинаково остро выражены и способны продлиться от недели до месяца и более (Розно, Кавеленова, 2007).

Объектами исследований, на примере которых будут рассмотрены некоторые экофизиологические параметры листьев, являются: береза повислая (*Betula pendula* Roth.), ясень ланцетный, или зеленый (*Fraxinus lanceolata* Borkh.), липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), а также некоторые другие местные и интродуцированные виды древесных растений. В модельных насаждениях осуществляли отбор суммарных проб листовой массы (по периметру кроны на высоте 1.5 м, не менее чем с 5 деревьев одного вида, сходного возраста). Определение упомянутых в тексте показателей выполнялось следующими методами (число аналитических повторностей – от 3 до 6): параметров водного режима листьев – методом повторных взвешиваний, содержания фотосинтетических пигментов – спектрофотометрически из ацетоновых экстрактов (Методы..., 1987), водорастворимых фенольных соединений – колориметрическим методом с реактивом Фолина-Чокальте (Swain, Hillis, 1959), свободных аминокислот – колориметрическим методом (Починок, 1976), зольного компонента – путем сухого озоления в муфельной печи при +400...+500°C. Математическая обработка была выполнена с использованием пакета Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

А. Особенности динамики показателей листового аппарата

Листьям присущи закономерные изменения структурно-функциональных показателей в цикле их развития и кратковременные адаптивные флуктуации состава и метаболической активности, что необходимо учесть при проведении экофизиологических исследований. Так, для листьев листопадных деревьев умеренной зоны хорошо прослеживается сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов, водорастворимых фенольных соединений, свободных аминокислот (Кавеленова и др., 2001; Кавеленова, 2006), которую мы проиллюстрируем собственными результатами для березы повислой (местный вид) и ясеня ланцетного (интродуцент) в насаждениях г. Самары (рис. 1) в 2001 г., когда летней засухи в местных условиях не наблюдалось. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях березы достигло максимума в июне – июле, к августу снизилось примерно вдвое, к сентябрю в зависимости от пункта наблюдений находилось на уровне одной четвертой – одной шестой от сезонного максимума.

Наибольшее количество и максимально выраженные его изменения были обнаружены для хлорофилла А, количества хлорофилла В и каротиноидов были близки и характеризовались сходной динамикой. Для листьев ясеня ланцетного содержание пигментов на фоне близкого количественного уровня и похожей динамики обнаружило снижение в июле, возможно, вызванное воздействием высоких температур и локального загрязнения воздуха. Снижение функциональной активности листового аппарата ясеня в наиболее жаркое время, не обнаруженное для березы, может рассматриваться как реакция вида-интродуцента на термический режим новых природных условий. Количество пигментов несколько различалось у обоих видов в пригородных и разных городских насаждениях.

Изменчивость погодных условий весны/осени в разные годы определяли различную скорость формирования и деградации пигментного аппарата, тогда как середина вегетационного периода, как правило, демонстрировала определенную стабилизацию картины (Кавеленова, 2003, 2006). Итак, уровень содержания фото-

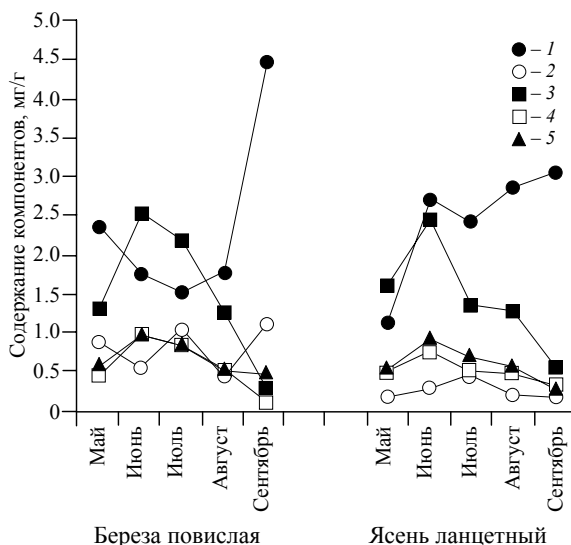


Рис. 1. Особенности динамики некоторых компонентов листьев березы повислой и ясеня ланцетного в модельном городском насаждении (г. Самара, 2001 г.): 1 – фенолы, 2 – аминокислоты, 3 – хлорофилл А, 4 – хлорофилл В, 5 – каротиноиды

синтетических пигментов наиболее изменчив в молодых листьях и опаде, что делает нецелесообразным проведение оценки пигментного аппарата до достижения листовыми пластинками полной зрелости или после начала осеннего изменения окраски листьев.

Содержание свободных аминокислот в листьях березы, высокое в начале вегетационного периода и во время формирования листового аппарата, в июне несколько снижалось, далее наблюдался июльский подъем, вызванный воздействием высокой температуры. После августовского снижения содержания аминокислот к сентябрю их количество в листьях березы вновь возрастало, вероятно, в результате связанного со старением листьев протеолиза. Для листьев ясеня практически в течение всего вегетационного периода было свойственно меньшее количество свободных аминокислот в листьях, июльский подъем был выражен слабее, а сентябрьские показатели почти достигали уровня аминокислот в листьях березы. Это могло говорить о меньшей способности адаптироваться к повышенной температуре и ускоренном старении листьев (Кавеленова и др., 2001; Кавеленова, 2003, 2006). Выраженность в середине летнего периода максимума накопления свободных аминокислот и в особенности пролина зависела от погодных условий и во вторую очередь – от уровня локального техногенного загрязнения, что также должно приниматься в расчет исследователем.

Водорастворимые фенолы в листьях березы и ясеня обнаруживались в наибольших количествах в начале вегетационного периода и его конце. Это соответствовало использованию низкомолекулярных фенолов для лигнификации формирующихся проводящих и механических тканей побега (май) и накоплению фенолов в стареющих листьях, одревеснению и подготовке побега в целом к будущему периоду покоя (август – сентябрь). Количество фенольных соединений и аминокислот также обнаруживало зависимость от уровня загрязнения и других условий местообитания (Кавеленова, 2006).

Что касается флуктуаций метаболических показателей листового аппарата, то проиллюстрируем их собственными примерами для динамики экофизиологических показателей зрелых листьев липы сердцевидной в изменчивых погодных условиях (конец июня – июль 2005 г.) в трех модельных насаждениях Красносамарского лесного массива в долине р. Самары. Для фотосинтетических пигментов, зольного компонента, свободных аминокислот были отмечены более или менее резкие изменения скачкообразного характера, характер которых не совпадал в разных местообитаниях (рис. 2).

Уровни значений каждого из показателей были сопоставимыми, но неодинаковыми в модельных насаждениях, которые по положению в рельефе упрощенно обозначались как «пойма», «склон» и «арена», тогда как картина динамики могла либо совпадать (для хлорофилла А, общей оводненности, водоудерживающей способности и суточных потерь влаги), либо существенно различаться (накопление свободных аминокислот, изменения зольности).

Помимо абсолютных изменений содержания компонентов листовой массы, связанных с синтезом новых молекул либо распадом фотосинтетических пигментов, накоплением свободных аминокислот, могли быть также зафиксированы от-

носительные изменения содержания. Таковыми могли быть изменения уровня зольности листовой массы, которые большей частью были связаны не с поступлением (оттоком) новых неорганических ионов, а со снижением (увеличением) содержания воды в пробах листьев.

Рассмотрев в качестве выборочных совокупностей данные, относящиеся к каждому определявшемуся параметру, мы вычислили значения коэффициента вариации (рис. 3). Такой условный пример позволил нам установить, что мера стабильности (либо, напротив, варьирования) у различных эколого-физиологических показателей листовой массы липы существенно различалась. Наибольшей стабильностью характеризовались уровень общей оводненности листовых пластинок и содержание хлорофилла А. Интересно, что при достаточно низкой изменчивости уровня оводненности листьев показатели слагающих ее суточных потерь воды и водоудерживающей способности листьев были высокопластичными.

Иными словами, адаптивные изменения показателей водного режима листьев затрагивали перераспределение количества воды во фракциях, различавшихся прочностью связи с биокolloидами клеток. Поддержание стабильного уровня концентрации хлорофилла А, имеющего представительство как в реакционных центрах, так и в антенном комплексе, при большей изменчивости «антенных» хлорофилла В и каротиноидов, является выражением поддержания физиологической нормы, необходимой для оптимизации протекания фотосинтеза.

В целом содержание хлорофилла В и каротиноидов 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

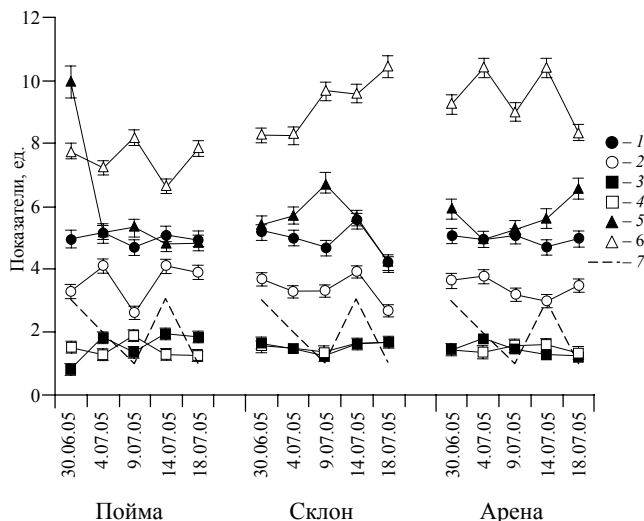


Рис. 2. Колебания погодных условий и эколого-биохимических показателей листьев липы сердцевидной в модельных насаждениях Красносамарского лесничества (лето 2005 г.): 1 – хлорофилл А, мг/г; 2 – хлорофилл В, мг/г; 3 – каротиноиды, мг/г; 4 – соотношение количества хлорофиллов А/В, ед.; 5 – соотношение количества хлорофиллов и каротиноидов А+В/С, ед.; 6 – зола, %; 7 – погода (дождливая погода условно оценена в 3 балла, ясная и солнечная – 1 балл)

метаболических реакций не только в листьях, но и в других органах растений (частях цветка, плодах и пр.).

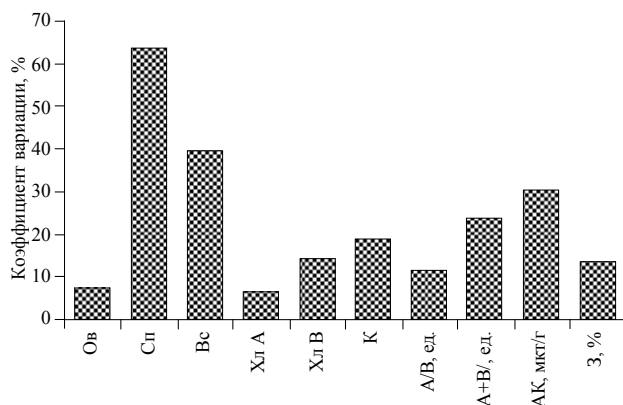


Рис. 3. Оценка показателей варьирования некоторых эколого-физиологических показателей листьев липы сердцевидной в модельных насаждениях (июнь – июль 2005 г.): Ов – общая оводненность, Сп – суточные потери, Вс – водоудерживающая способность, Хл А – хлорофилл А, Хл В – хлорофилл В, К – каротиноиды, А/В – соотношение хлорофиллов А и В, А+В/С – соотношение количества хлорофиллов и каротиноидов, АК – свободные аминокислоты, З – зола

являются предметом специального исследования, выходящего за рамки обычной экофизиологической проблематики. Данные флуктуации в исследовательской практике, тем не менее, должны учитываться, по крайней мере, при проведении периодических отборов проб листовой массы в одни и те же часы.

Б. Видоспецифические особенности и влияние биотопических условий

Видоспецифические особенности листовой массы древесных растений связаны с их морфологическими особенностями, уровнем содержания основных компонентов и накоплением специфических вторичных метаболитов. Поскольку данная тема представляет обширнейший материал для обсуждения, ограничимся двумя небольшими иллюстрациями на основе данных для г. Самары.

Для фитомассы, формирующейся в условиях техногенно загрязненной городской среды, по сравнению с образцами из незагрязненных территорий, обычно отмечается более высокое накопление зольных элементов (Коршиков и др., 1995; Шихова, 1997; Hrdlicka, Kula, 1998; Wyttenbach, Tobler, 2000). Для урбосреды в лесостепном Среднем Поволжье (г. Самара) нами было отмечено для листьев березы и ясеня в городских условиях содержание золы в среднем около 7.2 и 9.0% сухой массы, а в пригородных насаждениях – 5.8 и 7.7% соответственно. Повышение зольности может рассматриваться как суммарный эффект аэрального поглощения газообразных загрязнителей и осаждения пылевых частиц на поверхности листьев.

Таким образом, при отборе проб листьев необходимо учитывать сезонную динамику основных компонентов фитомассы и предполагать возможные ее «искажения» погодными условиями вегетационного периода, отклоняющегося от среднееголетних норм. Помимо рассмотренных выше динамических тенденций, компонентный состав листьев обнаруживает суточную динамику и колебания в более узких отрезках времени, что связано с ритмикой фотосинтетической активности и другими тонкими периодическими изменениями. Однако они, как правило,

Полученные нами при обследовании модельных городских и пригородных насаждений г. Самары данные показывают, что накопление зольных компонентов в листьях обнаруживает видоспецифические различия как по абсолютному уровню значений, так и по характеру изменений показателя в городской среде (рис. 4). Поэтому приобретает значение широкий скрининг проб биологического материала, отбираемого для различных видов в разных насаждениях в одни и те же сроки.

Кроме того, отбор проб листовой массы желательно сопровождать параллельным определением параметров

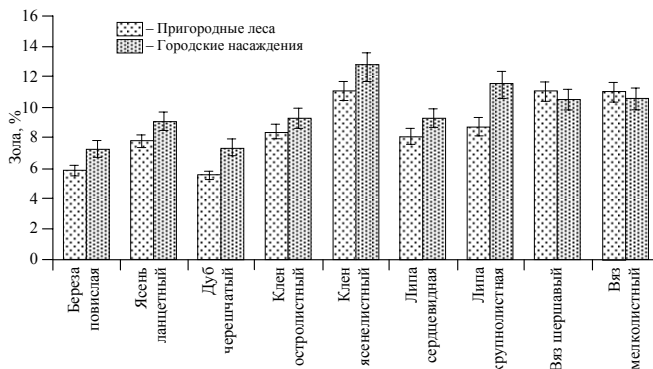


Рис. 4. Содержание зольного компонента в листьях некоторых древесных растений в городских и пригородных насаждениях г. Самары

водного режима, в том числе водного дефицита листьев, поскольку в один и тот же момент наблюдения уровень водонасыщенности у разных видов в одном насаждении может существенно различаться (рис. 5).

Видоспецифические особенности растений особенно отчетливо и неожиданно могут выявляться при сопоставлении близких видов, местных и интродуцированных, при их развитии в одних и тех же природных условиях. Обладая несомненным структурным сходством, эти растения порой обнаруживают скрытые резервы адаптационных возможностей, которых априори нельзя было ожидать.

Видоспецифические особенности благоприятствовали распространению в Западной Европе ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* L. (Marigo et al., 2000), обеспечили более устойчивое развитие в искусственных насаждениях ряда европейских стран по сравнению с местными видами североамериканской ели колючей *Picea pungens* Engelm. (Tichy, 1988), которая, по сравнению с елью европейской *P. abies* (L.) Karst., более устойчива и в городских на-

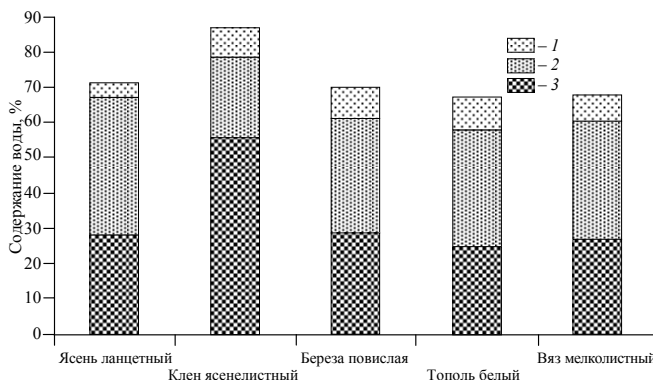


Рис. 5. Особенности водного режима листьев древесных растений в модельном насаждении (г. Самара, июль 2006 г.): 1 – водный дефицит, 2 – суточные потери, 3 – водоудержание

саждениях лесостепи Среднего Поволжья (Кавеленова, 2006). Наконец, североамериканский клен ясенелистный *Acer negundo* L., развивающийся на родине в условиях речных долин на тяжелых почвах (Kimmerer, 1996 – 1997), в результате интродукции в Евразию стал древесным сорняком. Выявление структурно-функциональных особенностей, обеспечивающих устойчивость данных видов, – важная проблема, для решения которой также важно осуществление экофизиологического скрининга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемая нами схема экофизиологического скрининга с использованием листьев древесных растений (рис. 6), позволяя ограничить затраты времени и количество исполнителей, требует достаточно ограниченного инструментария. Обязательными в составе оборудования являются, несомненно, весы достаточно высокой точности и сушильный шкаф (термостат). Для осуществления всестороннего обследования потребуются также микроскоп, спектрофотометр или фотоколориметр, муфельная печь, при проведении элементного анализа необходима более сложная приборная база.

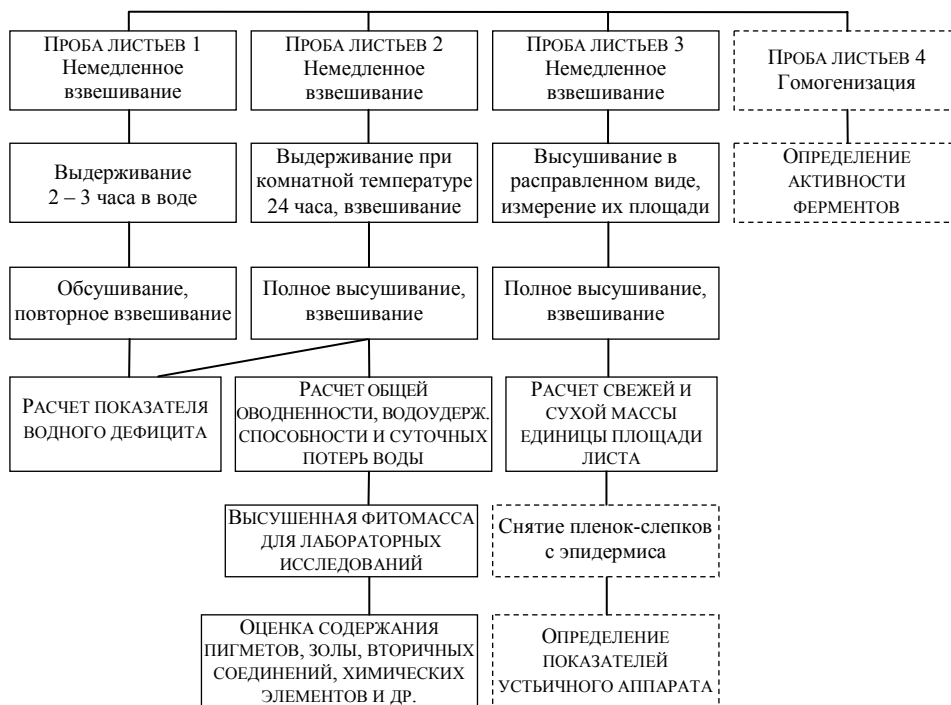


Рис. 6. Блок-схема экофизиологического скрининга листьев. Обозначенные пунктиром части схемы – дополнительные, выполняемые при наличии особых целей и технических возможностей

К МЕТОДОЛОГИИ ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЛИСТЬЕВ

Схема предполагает одновременный отбор трех идентичных проб листьев, одна из которых будет использована для определения водного дефицита, вторая – оценки водоудерживающей способности, третья – массы единицы поверхности. Высушенный материал проб 2 и 3, сохраняясь в лаборатории, пригоден для определения широкого ряда химических компонентов фитомассы, в зависимости от целей исследователя и оснащенности его лаборатории. Проба 3 может использоваться для изучения структурных особенностей эпидермиса листьев методом отпечатков. При наличии инструментальных возможностей параллельно может проводиться изучение активности ферментов.

Таким образом, может быть проведено изучение значительного числа проб одновременно, что позволит оптимизировать осуществление экофизиологического скрининга различных параметров листьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев Б.Р.* Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1988. 208 с.
- Вольнец А.П., Прохорчик Р.А.* Ароматические оксисоединения – продукты и регуляторы фотосинтеза. Минск: Наука и техника, 1983. 157 с.
- Гродзинский А.М.* Аллелопатия растений и почвоутомление: Избр. тр. Киев: Наук. думка, 1991. 432 с.
- Гудвин Т., Мерсер Э.* Введение в биохимию растений: В 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 2. 312 с.
- Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р.* Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. 550 с.
- Запрометов М.Н.* Специализированные функции фенольных соединений в растениях // Физиология растений. 1993. Т.40, №6. С.921 – 931.
- Запрометов М.Н.* Фенольные соединения растений и их биогенез // Итоги науки и техники. Сер. Биол. химия. М.: ВИНТИ, 1988. Т.27. 188 с.
- Исаков В.И., Висковатова Л.И.* Изменчивость жилкования листьев некоторых древесных пород по экологическому профилю г. Риги // Ботан. журн. 1984. Т. 69, №3 С. 394 – 399.
- Кавеленова Л.М.* Экологические основы теории и практики системы фитомониторинга урбосреды в условиях лесостепи: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2003. 36 с.
- Кавеленова Л.М.* Проблемы организации системы фитомониторинга городской среды в условиях лесостепи. Самара: Изд-во «Самарский университет», 2006. 222 с.
- Кавеленова Л.М., Лицинская С.Н., Карандаева Л.Н.* Особенности сезонной динамики водорастворимых фенольных соединений в листьях березы повислой в условиях урбосреды // Химия растительного сырья. 2001. Вып. 5, № 3. С. 91 – 96.
- Кавеленова Л.М., Розно С.А., Киреева Ю.В., Смирнов Ю.В.* К структурно-функциональным особенностям листьев древесных растений в насаждениях лесостепи // Бюл. «Самарская Лука». 2007. Т. 16, № 3 (21). С. 568 – 574.
- Кефели В.И.* Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. 252 с.
- Коришков И.И., Котов В.С., Михеенко И.П.* Взаимодействие растений с техногенно загрязненной средой: устойчивость, фитоиндикация, оптимизация. Киев: Наук. думка, 1995. 192 с.
- Кузьмин А.В.* Интегральная характеристика экологического воздействия на морфогенез листа древесных растений // Бюл. Главного ботан. сада. 1989. Вып. 151. С. 76 – 80.
- Кулагин Ю.З.* Индустриальная дендрология и прогнозирование. М.: Наука, 1985. 118 с.
- Методы биохимического исследования растений. М.: Агропромиздат, 1987. 480 с.
- Пахомова В.М.* Основные положения современной теории стресса и неспецифический адаптационный синдром у растений // Цитология. 1995. № 1 – 2. С. 66 – 91.
- Полевой В.В., Саламатова Т.С.* Физиология роста и развития растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1991. 240 с.

- Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. Киев: Наук. думка, 1976. 250 с.
- Райс Э. Аллелопатия. М.: Мир, 1987. 391 с.
- Розно С.А., Кавеленова Л.М. Итоги интродукции древесных растений в лесостепи Среднего Поволжья. Самара: Изд-во «Самарский университет», 2007. 228 с.
- Телитченко М.М., Остроумов С.А. Введение в проблемы биохимической экологии. М.: Наука, 1990. 288 с.
- Тютюнник Ю. Г. Количественная фитогеохимическая индикация загрязнения воздуха городов тяжелыми металлами // Экология. 1994. № 1. С. 84 – 85.
- Украинцева В.В. Цветковые растения – надежные индикаторы и биомониторы состояния окружающей среды // Биотестирование в решении экологических проблем / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1991. С. 87 – 96.
- Черненко Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.
- Шихова Н.С. Биогеохимическая оценка состояния городской среды // Экология. 1997. №2. С. 146 – 149.
- Burghardt M., Riederer V. Ecophysiological relevance of cuticular transpiration of deciduous and evergreen plants in relation to stomatal closure and leaf water potential // J. of Experimental Botany. 2003. Vol. 54, № 389. P. 1941 – 1949.
- Bussotti F., Borghini F., Celesti C., Leonzio C., Bruschi P. Leaf morphology and macronutrients in broadleaved trees in central Italy // Trees. 2000. Vol. 14, № 7. P. 361 – 368.
- Garcia-Plazaola J.I., Becerril J.M. Photoprotection mechanisms in European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from diverse climatic origins // Trees. 2000. Vol. 14, № 6. P. 339 – 343.
- Harborne J.B. Plant secondary metabolism // Plant Ecology. Oxford: Blackwell Science, 1997. P. 132 – 155.
- Hrdlicka P., Kula E. Element content in leaves of birch (*Betula verrucosa* Ehrh.) in an air polluted area // Trees. 1998. Vol. 13, № 2. P. 68 – 73.
- Kimmerer T. Boxelder, *Acer negundo* L. // The natural history of Trees: a Research and Educational Project of the University of Kentucky. 1996 – 1997. P. 47 – 50.
- Kolb T.E., Hart S.C. Boxelder water sources and physiology at perennial and ephemeral stream sites in Arizona // Tree Physiology. 1997. Vol. 17. P. 151 – 160.
- Macias F.A., Galindo J.L.S., Galindo J.C.G. Evolution and current status of ecological phytochemistry // Phytochemistry. 2007. Vol. 68. P. 2917 – 2936.
- Mansfield T.A., Lucas P.W., Wright E.A. Interactions between air pollutants and other limiting factors // Air Pollut. and Ecosyst.: Proc. Intern. Symp. Grenoble. Dordrecht, 1988. P. 123 – 141.
- Marigo G., Peltier J.-P., Girel J., Pautou G. Success in demographic expansion of *Fraxinus excelsior* L. // Trees. 2000. Vol. 15, № 1. P. 1 – 13.
- Ninemets U., Kull O. biomass investment in leaf lamina versus lamina support in relation to growth irradiance and leaf size in temperate deciduous trees // Tree Physiology. 1999. Vol. 19. P. 349 – 358.
- Ninemets U., Kull O., Tenhunen J.D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance // Tree Physiology. 1998. Vol. 18. P. 681 – 696.
- Swain J., Hillis W.E. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. The quantitative analysis of phenolic constituents // J. Sci. Food and Agr. 1959. Vol. 10, №1. P. 63 – 68.
- Tichy J. Twenty five years experience with *Picea pungens* in heavy polluted areas // Air Pollut. and Forest Decline: Proc. 14th Intern. Meet. Spec. Air Pollut. Eff. Forest Ecosyst. Prague, 1988. Vol. 2. P. 532 – 534.
- Wyttenbach A., Tobler L. The concentration of Fe, Zn and Co in successive needle age classes of Norway spruce // Trees. 2000. Vol. 14, № 4. P. 198 – 205.