

УДК 574.24:581.19(571.54–25)

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ *Larix sibirica* Ledeb. К УСЛОВИЯМ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

Л. В. Афанасьева

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, Республика Бурятия, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6

E-mail: afanl@mail.ru

Поступила в редакцию 03.11.2017 г.

Проведены исследования пигментного комплекса и биохимических показателей хвои *Larix sibirica* Ledeb. в зеленых насаждениях разных функциональных зон г. Улан-Удэ (Республика Бурятия). С помощью сканирующего микроскопа обнаружено, что в транспортной зоне города 40–50 % поверхности хвои покрыто осажденными частицами, размер которых варьирует от 5 до 40 мкм. В жилетной части города, в городских парках и скверах частицы занимают 20–30 % поверхности хвои, на фоновой территории обнаружены единичные частицы размером 5–10 мкм. В результате поверхностного загрязнения и корневого поглощения в хвое повышаются концентрации серы в 1.3–2.0 раза, тяжелых металлов (железа, меди, цинка, свинца, никеля, хрома, кобальта, кадмия) в 1.4–7.7 раза, что приводит к активации антиоксидантной защитной системы. Отмечены существенные изменения в содержании фотосинтетических пигментов, общий пул которых увеличивается в 1.2–1.7 раза по сравнению с фоновыми значениями. Наиболее высокие концентрации хлорофилла *b* и каротиноидов, превышающие фоновые значения в 2.0–2.2 раза, наблюдаются в транспортной зоне. Соотношение хл. *a* / хл. *b*, а также хлорофиллов к каротиноидам уменьшается на 13–25 %. Содержание пролина повышается в 1.6–7.5 раза, аскорбиновой кислоты – в 1.2–1.3, катехина и проантоцианидинов – в 3.0–4.8 раза, причем наиболее высокие концентрации этих соединений также отмечены в транспортной зоне.

Ключевые слова: лиственница сибирская *Larix sibirica* Ledeb., фотосинтетические пигменты, пролин, аскорбиновая кислота, фенольные соединения, городская среда.

DOI: 10.15372/SJFS20180303

ВВЕДЕНИЕ

Экологические проблемы, связанные с интенсивным процессом урбанизации, вызывают все возрастающий интерес отечественных и зарубежных исследователей (Montgomery, 2008; Касимов, 2013). Отмечается, что основными негативными факторами, влияющими на экосистему города, являются загрязнение атмосферы выбросами промышленных предприятий и автотранспорта, шум, тепловое загрязнение, рекреационная нагрузка. Загрязняющие вещества быстро распространяются в компонентах городского ландшафта, приводя к деградации его природной составляющей.

Важная роль в оптимизации урбанизированных территорий и снижении экологической

напряженности принадлежит древесным насаждениям. Они служат фильтром загрязняющих веществ и являются одним из эффективных средств повышения комфорта и качества жизни в городах (Yang et al., 2004; Уфимцева, Терехина, 2005; Nowak et al., 2014). Однако, находясь под постоянным антропогенным прессом, деревья вынуждены приспосабливаться к специфическому влиянию окружающей среды, что проявляется, прежде всего, в изменении ряда физиолого-биохимических показателей, отражающих реакцию растений и степень их адаптации к новым экологическим условиям (Биохимические индикаторы..., 1997; Tzvetkova, Hadjiivanova, 2006; Чупахина и др., 2012).

Одним из наиболее широко используемых видов в озеленении городов является листвен-

ница сибирская *Larix sibirica* Ledeb. В отношении ее газоустойчивости в научной литературе имеются противоречивые сведения. Одни авторы считают лиственницу газоустойчивым, высокопластичным видом, способным хорошо адаптироваться к неблагоприятным условиям среды (Романова, 2005; Муратова и др., 2009). Другие же, напротив, приводят данные о ее чувствительности к техногенным нагрузкам и возможности использования в качестве вида-индикатора для оценки экологического состояния территорий, в том числе городских (Кузьмичев, Авдеева, 2007; Абраменко, 2015). Недостаточная изученность физиолого-биохимических реакций лиственницы сибирской на атмосферное загрязнение городской среды определяет необходимость проведения таких исследований, что позволит не только выявить механизмы, обуславливающие защиту растений от воздействия поллютантов, но и оценить перспективы дальнейшего использования данного вида для озеленения городов.

Цель настоящей работы – изучить влияние аэротехногенного загрязнения на пигментный комплекс и биохимические показатели хвои лиственницы сибирской на территории г. Улан-Удэ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в столице Республики Бурятия г. Улан-Удэ, площадь которого составляет около 350 км², а население превышает 400 тыс. человек. На территории города сосредоточено более 30 промышленных предприятий, две крупные теплоэлектростанции и мелкие котельные. Существенный вклад в загрязнение окружающей среды вносит автомобильный транспорт. Ежегодный объем выбросов от стационарных источников и автотранспорта достигает 70 тыс. т (Государственный доклад..., 2016). Среди значительного количества загрязняющих веществ, поступающих в атмосферу города, доминируют оксиды серы, азота, углерода, тяжелые металлы, летучие органические соединения, значительна доля полициклических ароматических углеводородов, в том числе бенз(а)пирена (превышение ПДК в 7 раз). Следует отметить, что высокая степень загрязнения атмосферного воздуха на территории г. Улан-Удэ обусловлена сложными орографическими и климатическими особенностями (расположение в межгорной котловине, антициклональный режим погоды в зимнее время, частые температурные инверсии, длительный отопительный сезон с использованием в качестве топлива каменного

угля), препятствующими самоочищению приземных слоев атмосферы и способствующими формированию смога.

Исследовали деревья лиственницы сибирской *L. sibirica* Ledeb. В пределах города выделили три зоны, в которых встречаются ее посадки: селитебную (придомовые территории), транспортную (вдоль автомагистралей) и рекреационную (городские парки и скверы). В каждой зоне для сбора образцов заложили ключевые участки, в качестве фоновых рассматривались участки, заложенные в лесах на расстоянии свыше 30 км от города.

На каждом ключевом участке в середине вегетационного периода отбирали хвою с побегов второго года жизни из средней части крон с 5–6 деревьев 80-летнего возраста с южной и юго-западной сторон. В лабораторных условиях в хвое определяли уровень поллютантов (серы, тяжелых металлов: железа, цинка, меди, хрома, никеля, кобальта, свинца, кадмия), содержание общего азота, фосфора, фотосинтетических пигментов, пролина, аскорбиновой кислоты и фенольных соединений. При проведении всех химических анализов хвою не промывали.

Для определения содержания серы и тяжелых металлов хвою высушивали в течение 48 ч при температуре 60 °С, измельчали на электромельнице и просеивали через сито с диаметром отверстий 0.5 мм. Далее образцы хвои минерализовали в муфельной печи при температуре 450 °С в течение 3 ч, затем для определения тяжелых металлов золу растворяли в 0.1 М азотной кислоте, серы – в 2 М соляной кислоте. Элементный химический состав в полученных растворах определяли методами атомно-абсорбционной спектрофотометрии (AAS AAnalyst 400, Perkin-Elmer) и фотоколориметрирования. Содержание общего азота и фосфора определяли после мокрого озоления сухой хвои в серной кислоте при температуре 80–120 °С фотоколориметрическим методом (Ермаков и др., 1987).

Содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом в свежей хвое после предварительной экстракции 96%-м этанолом (Vernon, 1960). Оптическую плотность измеряли при 665, 649 и 440.5 нм. Расчет пигментов проводили по формулам J. F. Wintermans and A. De Mots (1965). Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле: $(1.2 \text{ хл } b + \text{ хл } b) / \sum (\text{ хл } a + \text{ хл } b)$ (Lichtenthaler, 1987).

Определение содержания аскорбиновой кислоты проводили спектрофотометрическим методом с использованием в качестве индикатора 2,6-дихлорфенолиндофенола. Фенольные соединения экстрагировали из хвои 70%-м этанолом на ультразвуковой бане в течение 40 мин при температуре 45 °С. Общее содержание флавоноидов определяли по реакции с хлоридом алюминия по калибровочной кривой, построенной по рутину (Sigma, Великобритания), катехина – по реакции с ванилиновым реактивом (Ермаков и др., 1987). Для определения проантоцианидинов использовали метод Портера (Porter et al., 1985), свободного пролина – метод Бэйтса (Bates et al., 1973). Изучение всех показателей проводили в трех биологических и аналитических повторностях.

Для анализа поверхностного загрязнения хвои использовали сканирующий микроскоп Hitachi TM 1000, при этом образцы не отмывали, высекали отрезки длиной 0.5 см по всей хвоинке с шагом 0.5 см. Каждый отрезок фиксировали двусторонним скотчем на алюминиевом столике. Фотографии сделаны с каждого 0.05 мм² поверхности листа при 600-кратном увеличении. С помощью детектора TM 1000 EDS, входящего в комплект микроскопа, определяли химический состав частиц на поверхности хвои путем измерения энергии рентгеновского излучения, возникающего при взаимодействии электронного пучка с поверхностью образца. Программное обеспечение спектрометра позволяет идентифицировать пики и предоставлять качественную информацию о составе образца. Охлаждение детектора производится ячейкой Пельтье. Для каждого образца выполнено не менее 20 определений.

Статистическая обработка данных осуществлялась с помощью пакета MS Excel 2010 и Statistica 8.0. Достоверность различий оценивали с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни (при $P \leq 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Одной из причин ухудшения условий произрастания древесных растений в городе является загрязнение атмосферного воздуха. При высоком содержании сажи и пыли в воздухе происходит оседание мелкодисперсных частиц на листья деревьев. С пылью на поверхность крон поступает большое количество тяжелых металлов. Считается, что внешнее загрязнение менее опасно для растений, чем то, которое осуществляется через

корни, однако оно может вызывать сокращение притока солнечной энергии к фотосинтезирующим клеткам, увеличение температуры поверхности листа, закупорку устьиц, что сопровождается нарушением их проводимости и влияет на газообмен, водный режим и фотосинтез (Биохимические индикаторы..., 1997; Рассеянные элементы..., 2004; Mandre, Lukjanova, 2011).

При сканировании хвои лиственницы обнаружено, что у деревьев, растущих вдоль автомагистралей, около 40–50 % поверхности хвои покрыто осаждаемыми частицами, размер которых варьирует от 5 до 40 мкм, при этом они или образуют плотные скопления, или неравномерно рассеяны по всей поверхности хвои (рис. 1).

В жилебной части города, в городских парках и скверах частицы занимали 20–30 % поверхности хвои, их размеры были в пределах 5–430 мкм. На фоновой территории обнаружены единичные частицы размером 5–10 мкм.

Спектральный анализ частиц, обнаруженных на поверхности хвои, показал, что вдоль автомагистралей значительная часть их содержит Si, S, Fe, Al, Cu, Zn, W, Ti, Ca, Cl, Cr, Ni – элементы, часто присутствующие в дорожной пыли и образующиеся при сгорании топлива и истирании резиновых покрышек автомобилей (Tomasević et al., 2005). В жилебной и рекреационной зонах, как правило, в частицах идентифицируются Si, S, Fe, Al, Pb, Ca, K, Na. На фоновой территории обнаружены преимущественно Si, Ca, K, Al.

Анализ данных элементного химического состава хвои лиственницы в разных функциональных зонах города показал, что высокий уровень тяжелых металлов в хвое регистрируется вдоль крупных автомагистралей, где содержание кадмия превышало фоновые значения в 7.7 раза, железа – в 6.4, цинка, меди, никеля и свинца – в 3.6–4.4, хрома, кобальта – в 2.7–3.0 раза (табл. 1).

В жилебной зоне хвоя в большей степени загрязнена серосодержащими соединениями, повышен уровень меди, никеля, кадмия, свинца, железа. В рекреационной зоне содержание серы было выше фоновых значений в 1.3 раза, свинца, железа, меди, никеля и кадмия – в 1.4–2.0 раза. При определении биогенных макроэлементов азота и фосфора в хвое отмечена тенденция к увеличению их концентрации в городских условиях.

Физиолого-биохимическую адаптацию деревьев к городским условиям оценивали по изменению ряда показателей в хвое. Известно, что наиболее чувствительным к стрессовым факторам является фотосинтетический аппарат растений.

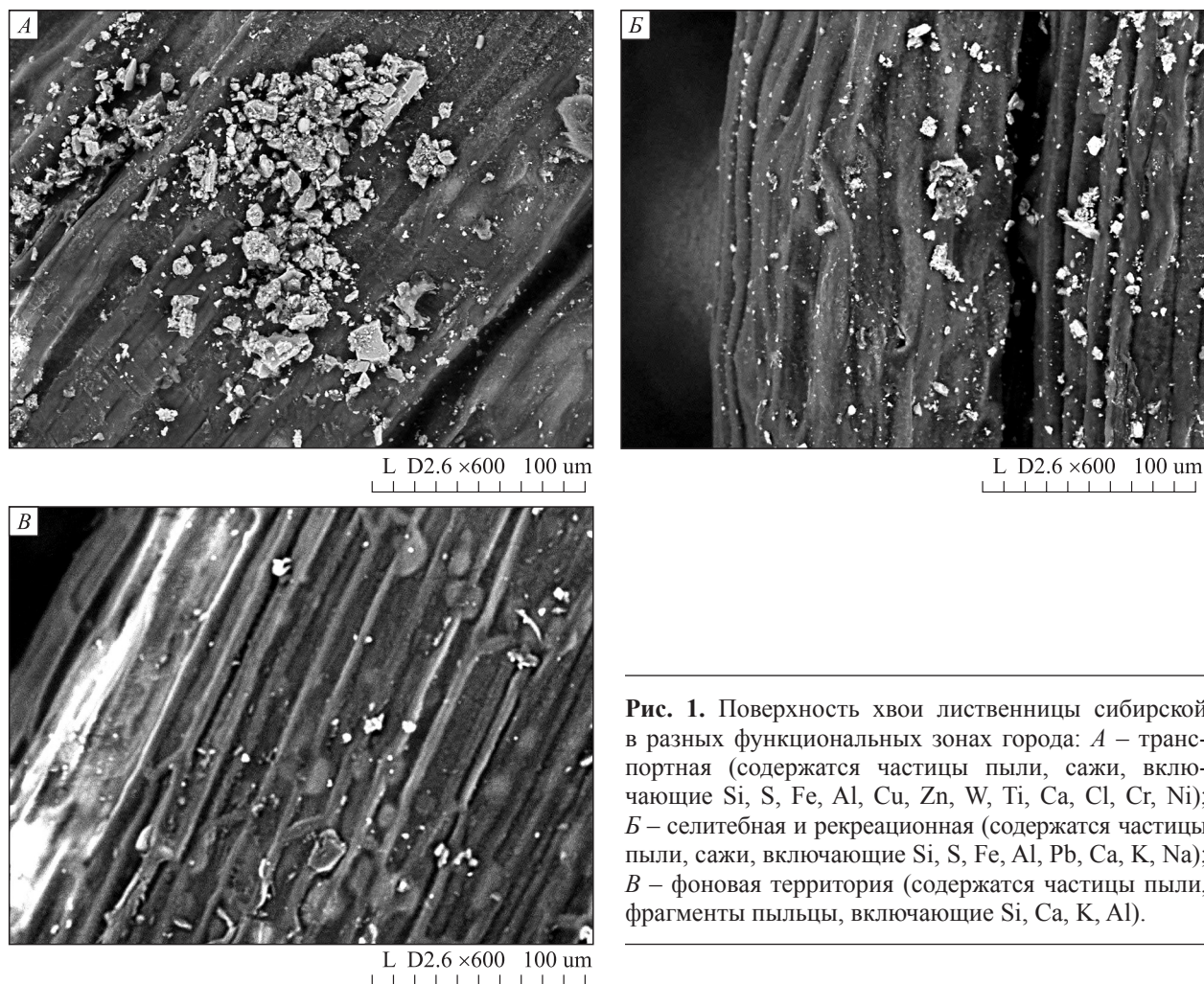


Рис. 1. Поверхность хвои лиственницы сибирской в разных функциональных зонах города: А – транспортная (содержатся частицы пыли, сажи, включающие Si, S, Fe, Al, Cu, Zn, W, Ti, Ca, Cl, Cr, Ni); Б – селитебная и рекреационная (содержатся частицы пыли, сажи, включающие Si, S, Fe, Al, Pb, Ca, K, Na); В – фоновая территория (содержатся частицы пыли, фрагменты пыльцы, включающие Si, Ca, K, Al).

Таблица 1. Содержание химических элементов (мг/кг абсолютно сухого вещества) в хвое лиственницы на территории г. Улан-Удэ

Элемент	Функциональная зона			Фоновая территория
	селитебная	транспортная	рекреационная	
N	21 300 ± 1460	23 800 ± 2609	18 400 ± 1520	15 200 ± 950
P	2298 ± 152	2638 ± 174	2056 ± 91	1960 ± 145
S	624 ± 146	509 ± 58	403 ± 62	301 ± 28
Fe	261 ± 47	712 ± 58	225 ± 24	111 ± 18
Zn	10.9 ± 6.2	53.6 ± 9.8	13.7 ± 2.4	12.1 ± 2.1
Cu	5.6 ± 0.9	13.3 ± 1.2	5.3 ± 0.8	3.7 ± 0.4
Cr	3.9 ± 0.2	11.4 ± 0.8	4.9 ± 0.2	4.2 ± 0.2
Ni	2.1 ± 0.5	5.3 ± 0.2	2.4 ± 0.4	1.3 ± 0.1
Pb	3.3 ± 0.2	5.4 ± 0.4	2.6 ± 0.2	1.4 ± 0.1
Co	0.5 ± 0.1	1.2 ± 0.1	0.4 ± 0.2	0.4 ± 0.1
Cd	0.07 ± 0.01	0.23 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.03 ± 0.01

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные различия с фоновой территорией при $P < 0.05$.

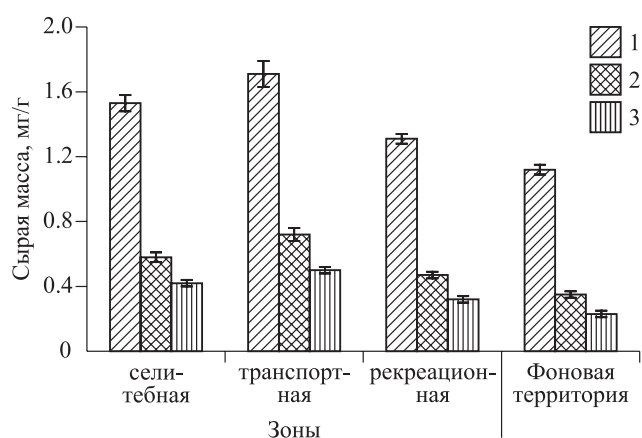


Рис. 2. Содержание пигментов в хвое лиственницы сибирской в разных функциональных зонах на территории г. Улан-Удэ: 1 – хлорофилл *a*, 2 – хлорофилл *b*, 3 – каротиноиды.

Изменение концентрации пигментов в листьях происходит при почвенной и атмосферной засухе, избыточном или недостаточном освещении, низких температурах, корневой гипоксии, засолении почв, промышленном и автотранспортном загрязнении (Ensminger et al., 2004; Тужилкина, 2009; Tuzhilkina, 2009; Mandre, Lukjanova, 2011; Судачкова и др., 2012). В городских условиях при действии целого комплекса факторов у одних и тех же видов древесных растений (например, липы мелколистной, рябины обыкновенной, ели обыкновенной и европейской, клена ясенелистного) наблюдается как увеличение содержания хлорофиллов и каротиноидов (Пашкова, 2015), так и снижение их концентрации (Чупахина и др., 2012).

Проведенные нами исследования показали, что во всех функциональных зонах города в хвое лиственницы происходит повышение общего фонда зеленых и желтых пигментов по сравнению с фоном в 1.2–1.7 раза (рис. 2). Наиболее высокие концентрации пигментов, превышающие фоновые значения в 1.5–2.2 раза, отмечены в хвое деревьев, растущих вдоль автомобильных трасс, при этом в большей степени в хвое увели-

чивается содержание хлорофилла *b* и каротиноидов (антенных пигментов), что может способствовать лучшей эффективности использования световой энергии благодаря увеличению реакционных центров.

Для нормальной работы фотосинтетического аппарата важны не только абсолютные значения содержания пигментов, но и их соотношение, которое указывает на взаимодействие реакционных центров фотосистем и ССК (Тужилкина, 2009; Tuzhilkina, 2009; Mandre, Lukjanova, 2011). Отношение хл. *a* / хл. *b* является одним из информативных параметров, способных охарактеризовать работу фотосинтетического аппарата. Чем больше хлорофилла *a* в отношении, тем активнее происходит фотосинтез (Старикова и др., 2016). Установлено, что во всех функциональных зонах города наблюдается тенденция к снижению соотношения хлорофиллов в основном за счет увеличения уровня хлорофилла *b*, что указывает на локализацию значительной их части в ССК фотосистем (табл. 2).

Некоторые исследователи отмечают, что снижение величины отношения хл. *a* / хл. *b* в условиях загрязнения газообразными токсичными веществами может свидетельствовать о газоустойчивости растений (Mandre, Lukjanova, 2011).

Расчет соотношения зеленых и желтых пигментов в хвое показал, что в городских условиях оно уменьшается на 13–25 % преимущественно за счет увеличения количества каротиноидов. Известно, что каротиноиды кроме антенной выполняют и защитную функцию, направленную на тушение возбужденных триплетных состояний хлорофилла и активных форм кислорода (Siefertmann-Harms, 1987). Важными в защите клеточных структур являются реакции взаимодействия каротиноидов с органическими радикалами жирных кислот, обрывающие цепь свободнорадикального окисления, защищая мембраны клетки от разрушения. В целом же возростание доли антенных пигментов в хлоро-

Таблица 2. Соотношение пигментов в хвое лиственницы в условиях городской среды

Функциональная зона	Соотношение пигментов		Содержание хлорофиллов в ССК, %
	хл. <i>a</i> / хл. <i>b</i>	\sum (хл. <i>a</i> + хл. <i>b</i>) / каротиноиды	
Селитебная	2.6	5.1	60.5
Транспортная	2.4	4.9	65.1
Рекреационная	2.8	5.6	58.0
Фоновая территория	3.2	6.4	52.3

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные различия с фоновой территорией при $P < 0.05$.

пластах обеспечивает более эффективное поглощение солнечной радиации в листьях.

В качестве показателя, позволяющего оценить адаптационные процессы у растений, часто используют содержание свободного пролина в листьях (Бирюкова, 1986; Биохимические индикаторы..., 1997). Эта аминокислота обладает антиоксидантными, антиденатурационными, мембранопротекторными, осморегуляторными свойствами, и ее накопление помогает растениям адаптироваться к неблагоприятным условиям, защищая от инактивации белки, ДНК, ряд ферментов и другие важнейшие клеточные компоненты. Полученные нами данные свидетельствуют об усилении синтеза пролина в хвое деревьев в условиях городской среды, при этом наиболее высокие его концентрации, превышающие фоновые значения в 7.5 раз, отмечены в транспортной зоне (рис. 3).

Повышение концентрации пролина является приспособительной реакцией клеток, направленной на сохранение количества связанной воды на уровне, обеспечивающем ее жизнедеятельность. С одной стороны, в условиях стресса оно может быть вызвано снижением его использования в процессах синтеза белков и хлорофиллов, что приводит к снижению активности ростовых процессов. С другой стороны, накопление свободного пролина может происходить и в результате гидролитического расщепления белков (Биохимические индикаторы..., 1997).

Уникальным полифункциональным соединением является аскорбиновая кислота. Обладая способностью обратимо окисляться и восстанавливаться, она принимает участие в важнейших процессах метаболизма растительного организма, влияя на ферментативную активность, водный режим, азотистый обмен, фотосинтез, дыхание, ростовые процессы и устойчивость к стрессовым факторам. Это один из важных ком-

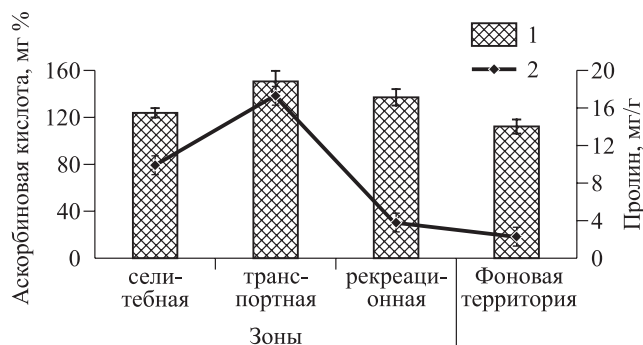


Рис. 3. Содержание пролина (2) и аскорбиновой кислоты (1) в хвое лиственницы сибирской на территории г. Улан-Удэ.

понентов антиоксидантной защитной системы растений (Чупахина и др., 2012). При анализе полученных данных отмечена тенденция к усилению синтеза аскорбиновой кислоты в хвое лиственницы в условиях городской среды, при этом статистически достоверное увеличение ее концентрации наблюдалось только в транспортной зоне (см. рис. 3).

В качестве индикаторов физиологического состояния древесных растений используются также фенольные соединения. Усиление их синтеза является неспецифической реакцией на стресс, направленной на предотвращение окислительного повреждения, прежде всего в фотосинтетическом аппарате (Фуксман и др., 2005). Самая многочисленная и широко распространенная в растениях группа фенольных соединений – флавоноиды. Они обладают широким спектром действия, обусловленным их антиоксидантными, антибактериальными и фунгицидными свойствами. Поглощая ультрафиолетовые лучи, флавоноиды предохраняют хлорофилл и цитоплазму клеток от разрушения. Антиоксидантные свойства флавоноидов основаны на их способности служить ловушками для свободных радикалов, а также хелатировать ионы металлов, участвующих в перекисном окислении. Кроме того, под действием флавоноидов повышается экспрессия таких ферментов, как каталаза, супероксиддисмутаза и др. (Тараховский и др., 2013).

Анализ полученных данных показал, что в городских условиях в хвое лиственницы происходит увеличение общего пула флавоноидов в 1.2–1.3 раза по сравнению с фоновыми значениями, в 3.0–4.8 раза увеличивается концентрация индивидуальных фенольных компонентов – катехинов и проантоцианидинов (конденсированных дубильных веществ, предшественниками которых являются катехины) (рис. 4).

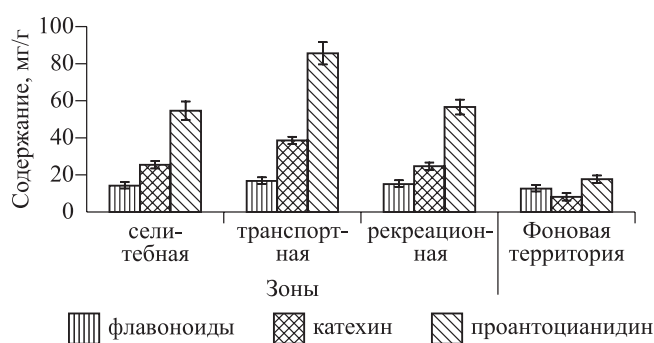


Рис. 4. Содержание фенольных соединений в хвое лиственницы сибирской на территории г. Улан-Удэ.

Известно, что катехины выступают мощными антиоксидантами благодаря способности гидроксильных катехольной группы образовывать водородные связи с двумя кислородами пероксидного радикала липидов, в результате чего происходит захват пероксидного радикала и образование компактного реакционного комплекса (Тараховский и др., 2013). Адсорбированные липидным бислоем катехины способствуют защите биологических мембран от разрушения.

Проантоцианидины вместе с лигнином у хвойных деревьев играют важную роль в защитных функциях от бактериальной и грибной инфекций, действия окислительных веществ (Биохимические индикаторы..., 1997). Увеличение концентрации проантоцианидинов является неспецифической защитной реакцией при формировании системной индуцированной устойчивости. В условиях техногенного воздействия активное накопление проантоцианидинов также может повышать эффективность антиоксидантной системы в процессах нейтрализации продуктов окислительного стресса и способствовать повышению устойчивости растений к действию поллютантов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенных исследований показали, что в городских условиях загрязнение атмосферного воздуха оказывает значительное влияние на пигментный комплекс хвои лиственницы. Во всех функциональных зонах города отмечено повышение общего фонда пигментов в хвое по сравнению с фоновой территорией, при этом в большей степени увеличивается содержание хлорофилла *b* и каротиноидов, что способствует лучшей эффективности использования световой энергии при запылении хвои, а также защите молекул хлорофилла *a* от фоторазрушения. Помимо абсолютных значений пигментов меняется и их соотношение, особенно суммы хлорофиллов и каротиноидов, что свидетельствует о включении компенсаторных механизмов адаптации пигментной системы, направленных на сохранение стабильного уровня фотосинтетической активности деревьев в условиях загрязнения атмосферного воздуха. В качестве показателей, позволяющих оценить у лиственницы адаптационные процессы к условиям среды, могут быть использованы концентрации свободного пролина, катехина и проантоцианидинов в хвое. Их содержание резко увеличива-

лось при накоплении в хвое элементов-поллютантов (серы и тяжелых металлов).

Таким образом, в городских насаждениях у лиственницы наблюдается усиление активности приспособительных реакций, что отражает ее пластичность и способность адаптироваться к неблагоприятным экологическим условиям, в том числе к загрязнению атмосферного воздуха.

Исследования проводились в рамках государственного задания по теме «Структура разнообразия растительного покрова и ресурсный потенциал модельных видов растений в Байкальском регионе» (№ АААА-А17-117011810036-3).

Автор выражает искреннюю благодарность доктору фармацевтических наук Д. Н. Оленникову за помощь в освоении методов определения фенольных соединений в хвое лиственницы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абраменко О. В. Использование лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) как биоиндикатора состояния городских насаждений в условиях лесостепной зоны Хакаско-Минусинской котловины // Вестн. КрасГАУ. 2015. № 1. С. 184–188.
- Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений / Н. Е. Судачкова, И. В. Шеин, Л. И. Романова, И. Л. Милютин, Ф. Н. Кудашева, Т. Н. Варакина, Р. А. Степень / Отв. ред. Л. И. Милютин. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1997. 176 с.
- Бирюкова З. П. Свободный пролин как показатель физиологического состояния сосны обыкновенной // Физиол. раст. 1986. Т. 33. Вып. 5. С. 1027–1030.
- Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды Республики Бурятия за 2015 год». Улан-Удэ: Мин-во природных ресурсов Респ. Бурятия, 2016. 247 с.
- Касимов Н. С. Экогеохимия ландшафтов. М.: ИП Филимонов М. В., 2013. 208 с.
- Кузьмичев В. В., Авдеева Е. В. Реакция лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на техногенные воздействия городской среды // Хвойные бореальной зоны. 2007. Вып. XXIV. № 1. С. 36–42.
- Ермаков А. И., Арасимович В. В., Ярош Н. П., Перуанский Ю. В., Луковникова Г. А., Иконникова М. И. Методы биохимического исследования растений / Под ред. А. И. Ермакова. 3-е изд., перераб. и доп. Л.: Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1987. 430 с.
- Муратова Е. Н., Карпук Т. В., Владимирова О. С., Сизых О. А., Квитко О. В. Цитологическое изучение лиственницы сибирской в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей // Вестн. экол., лесовед. и ландшафтовед. 2009. № 9. С. 99–108.

- Пашкова А. С. Биоэкологические особенности *Picea abies* L. и *Picea pungens* Engelm. в условиях городской среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01; 03.02.08. Оренбург: Оренбург. гос. пед. ун-т, 2015. 24 с.
- Рассеянные элементы в бореальных лесах / В. В. Никонов, Н. В. Лукина, В. С. Безель, Е. А. Бельский, А. Ю. Беспалова, А. В. Головченко, Т. Т. Горбачева, Т. Г. Добровольская, В. В. Добровольский, Н. В. Зукерт, Л. Г. Исаева, А. Г. Лапенис, И. А. Максимова, О. Е. Марфенина, А. Н. Паникова, Д. Л. Пинский, Л. М. Полянская, Е. Стайнес, А. И. Уткин, М. В. Фронтасьева, В. В. Цибульский, И. Ю. Чернов, М. А. Яценко-Хмельевская / Отв. ред. А. С. Исаев. М.: Наука, 2004. 616 с.
- Романова Л. И. Структурно-функциональные особенности лиственницы сибирской в зеленых насаждениях г. Красноярск и его окрестностей: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2005. 24 с.
- Судачкова Н. Е., Милютин И. Л., Романова Л. И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири / Отв. ред. Л. И. Милютин. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012. 178 с.
- Старикова Е. А., Воскресенская О. Л., Сарбаева Е. В. Изменение пигментного комплекса ели колючей в условиях городской среды // Междунар. науч.-исслед. журн. 2016. Вып. 10 (52). Ч. 4. С. 46–48.
- Тараховский Ю. С., Ким Ю. А., Абдрасилов Б. С., Музафаров Е. Н. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина / Отв. ред. Е. И. Маевский. Пуццино: Synchrobook, 2013. 310 с.
- Тужилкина В. В. Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение // Экология. 2009. № 4. С. 243–248.
- Уфимцева М. Д., Терехина Н. В. Фитоиндикация экологического состояния урбогеосистем Санкт-Петербурга. СПб.: Наука, 2005. 339 с.
- Фуксман И. Л., Новицкая Л. Л., Исидоров В. А., Роцин В. И. Фенольные соединения хвойных деревьев в условиях стресса // Лесоведение. 2005. № 3. С. 4–10.
- Чухахина Г. Н., Масленников П. В., Скрытник Л. Н., Бессережнова М. И. Реакция пигментной и антиоксидантной систем растений на загрязнение окружающей среды г. Калининграда выбросами автотранспорта // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биол. 2012. № 2(18). С. 171–185.
- Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies // Plant and Soil. 1973. V. 39. Iss. 1. P. 205–207.
- Ensminger I., Sveshnikov D., Campbell D. A., Funk C., Jansson S., Lloyd J., Shibistova O., Öquist G. Intermittent low temperatures constrain spring recovery of photosynthesis in boreal Scots pine forests // Glob. Change Biol. 2004. V. 10. Iss. 6. P. 995–1008.
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382.
- Mandre M., Lukjanova A. Biochemical and structural characteristics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in an alkaline environment // Eston. J. Ecol. 2011. V. 60. N. 4. P. 264–283.
- Montgomery M. R. The urban transformation of the developing world // Science. 2008. V. 319. Iss. 5964. P. 761–764.
- Nowak D. J., Hirabayashi S., Bodine A., Greenfield E. Tree and forest effects on air quality and human health in the United States // Environ. Pollut. 2014. V. 193. P. 119–129.
- Porter L. J., Hrstich L. N., Chan B. G. The conversion of procyanidins and prodelphinidins to cyanidin and delphinidin // Phytochemistry. 1985. V. 25. Iss. 1. P. 223–230.
- Siefermann-Harms D. The light-harvesting and protective functions of carotenoids in photosynthetic membranes // Physiologia Plantarum. 1987. V. 69. Iss. 3. P. 561–568.
- Tomašević M., Vukmirović Z., Rajšić S., Tasić M., Stevanović B. Characterization of trace metal particles deposited on some deciduous tree leaves in an urban area // Chemosphere. 2005. V. 61. Iss. 6. P. 753–760.
- Tuzhilkina V. V. Response of the pigment system of conifers to long-term industrial air pollution // Rus. J. Ecol. 2009. V. 40. Iss. 4. P. 227–232 (Original Russian Text © V. V. Tuzhilkina. 2009. Publ. in Ekologiya. 2009. N. 4. P. 243–248).
- Tzvetkova N., Hadjiivanova Ch. Chemical composition and biochemical changes in needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands at different stages of decline in Bulgaria // Trees: Struct. Funct. 2006. V. 20. Iss. 4. P. 405–409.
- Vernon L. P. Spectrophotometric determination of chlorophylls and pheophytins in plant extracts // Analyt. Chem. 1960. V. 32. N. 9. P. 1144–1150.
- Wintermans J. F., De Mott A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol // Biochim. Biophys. Acta. 1965. V. 109. Iss. 2. P. 448–453.
- Yang J., McBride J., Zhou J., Sun Z. The urban forest in Beijing and its role in air pollution reduction // Urban Forestry & Urban Greening. 2004. V. 3. Iss. 2. P. 65–78.

PHYSIOLOGICAL-BIOCHEMICAL ADAPTATION OF THE SIBERIAN LARCH *Larix sibirica* Ledeb. TO URBAN ENVIRONMENTS

L. V. Afanas'eva

*Institute of General and Experimental Biology, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Sakhyanova str., 6, Ulan-Ude, Republic of Buryatia, 670047 Russian Federation*

E-mail: afanl@mail.ru

The aim of this study was to investigate the change of pigment complex and biochemical parameters of the Siberian larch *Larix sibirica* Ledeb. needles in the various functional zones of Ulan-Ude city (Republic of Buryatia, Russia). Using a scanning electron microscope with an energy dispersive X-ray spectroscopy (EDS), the size, distribution and chemical composition of individual particles were examined on the surface of needle discs of the Siberian larch. The majority of particles (40–50 % of the needle surface) were observed on the needle from traffic zone of city. In the residential part of the city, in urban parks and squares, the particles occupied 20–30 % of the needle surface. Single particles were found on the needle from background part. Chemical composition indicated that the most particles were soot and dust with minor constituents such as Si, S, Fe, Al, Cu, Zn, W, Ti, Ca, Cl, Cr, Ni. Much higher concentration trace metals exceeding background levels in 1.4–7.7 times were found in needle from traffic zone. Accumulation of pollutant elements in needles leads to activation of antioxidant protection. The amount of photosynthetic pigments in needles increases by 1.5–2.2 times compared with background values, mainly due to chlorophyll *b* and carotenoids. Ratio of chl. *a* / chl. *b*, and also chlorophylls to carotenoids decreases by 13–26 %. Proline content increases 1.6–7.5 times, ascorbic acid – 1.2–1.3 times, catechin and proanthocyanidins – 3.0–4.8 times. The highest concentrations of these compounds were found in the traffic zone of the city.

Keywords: *Siberian larch Larix sibirica* Ledeb., *photosynthetic pigments, proline, ascorbic acid, phenolic compounds, urban environment.*

How to cite: Afanas'eva L. V. Physiological-biochemical adaptation of the Siberian larch *Larix sibirica* Ledeb. to urban environments // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2018. N. 3 : 21–29 (in Russian with English abstract).