

Санкт-Петербургский государственный университет

На правах рукописи

ЖИТКОВА Елена Александровна

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ
ОСОБЕННОСТИ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (PINUS SYLVESTRIS L.),
ПОДВЕРЖЕННОЙ ВОЗДЕЙСТВИЮ
ТОКСИЧНЫХ ПОЛЛЮТАНТОВ**

03.00.05 - ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург 2003

Работа выполнена в лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса Карельского научного центра Российской Академии Наук.

Научный руководитель: Новицкая Людмила Львовна,
доктор биологических наук,
старший научный сотрудник

Официальные оппоненты: Чавчавадзе Евгения Савельевна,
доктор биологических наук,
Борисовская Галина Михайловна,
кандидат биологических наук, доцент

Ведущая организация: Петрозаводский государственный университет

Защита состоится " 6 " марта 2003 г. на заседании диссертационного совета Д.212.232.32 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Санкт-Петербургском государственном университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9, биолого-почвенный факультет, кафедра ботаники, ауд. N 1. Факс: (812) 328-97-03

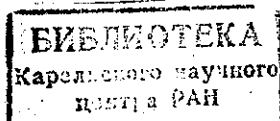
С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке им. А. М. Горького Санкт-Петербургского государственного университета.

Автореферат разослан " _____ " _____ 2003 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук,
старший научный сотрудник

152962K

Никитина В. Н.



Актуальность темы диссертации. На сегодняшний день актуальна проблема структурно-функциональной организации терминальной флоэмы листа хвойных растений (Blechschiidt-Schneider, 2001). Имеются многочисленные данные по влиянию промышленных выбросов на покровные ткани и мезофилл хвой (Palomäki, Ratio, 1995; Wulff, Kärenlampi, 1996; Anttonen, Kärenlampi, 1996), а реакция клеток, непосредственно осуществляющих загрузку флоэмы, остается не исследованной. Мало изучены гистогенез проводящих тканей и структурно-функциональное состояние флоэмы в осевой части проводящей системы хвойных растений в условиях техногенного стресса (Митрухова, 1993; Рязанцева, Слесивцева, 1996). В связи с этим особенно важно исследовать реакцию на техногенный стресс всего комплекса тканей, определяющих транспорт ассимилятов у хвойных, в частности у *Pinus sylvestris*, и интерпретировать эти данные на организменном уровне.

Цель исследования - изучить цитологические аспекты реакции проводящей системы сосны обыкновенной на воздействие серосодержащих ксенобиотиков в условиях азротехногенных эмиссий.

Задачи исследования:

1. Выявить структурно-функциональные изменения проводящей системы у саженцев сосны обыкновенной под влиянием кислотного дождя в условиях эксперимента;
2. Изучить микроскопические особенности комплекса проводящих и запасающих тканей в системе органов "ассимиляционный аппарат - побег - ствол" у взрослых деревьев сосны в условиях различных уровней техногенного стресса;
3. Выявить связь между состоянием экспортной функции хвой, концентрацией флоэмного эксудата в осевой части проводящей системы и активностью камбия у исследуемых растений.

Научная новизна и значимость. Впервые проведено исследование структурно-функциональных изменений в клетках проводящих тканей в системе органов "лист - побег - ствол - корень" у сосны обыкновенной при воздействии S-содержащих ксенобиотиков. Получены данные по гистогенезу проводящих тканей у сосны обыкновенной под влиянием кислотного дождя в камеральном эксперименте и в условиях промышленного загрязнения атмосферы. Эти данные впервые рассмотрены во взаимосвязи со структурно-функциональным состоянием терминальной флоэмы.

Личный вклад автора. Автором лично собран и обработан полевой и экспериментальный материал за 1997-1999 гг., проведен анализ и обобщение результатов полевых и камеральных исследований. Работа выполнена по разделу исслед. темы Ин-та леса КарНЦ РАН N 123 "Биологические аспекты мониторинга лесных экосистем северо-запада России".

Апробация работы. Основные положения диссертации были представлены на 3-м ежегодном симпозиуме "Физико-химические основы физиологии растений и биотехнология" (Москва, 1997), международной конференции по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 1997), международной конференции "Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии" (Петрозаводск, 2000), Всероссийском совещании "Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной Среды" (Иркутск, 2000), международной конференции "Поморье в Баренц регионе. Экономика, экология, культура" (Архангельск, 2000), III Международном симпозиуме "Строение, свойства и качество древесины - 2000" (Петрозаводск, 2000), The 3rd International Youth Environmental Forum of Baltic Countries "Ecobaltica 2000" (St. Petersburg, 2000).

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 224 страницах машинописного текста, состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и спис-

ка используемой литературы (209 наименований), содержит 95 иллюстраций в виде фотографий и графиков.

Благодарности. Автор благодарен за помощь в работе и ценные замечания Л. Л. Новицкой, сотрудникам лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса КарНЦ РАН Л. Л. Веселковой, З. Д. Бумагиной, И. Л. Фуксман.

Глава 1. Обзор литературы

Глава содержит обзор литературных данных по влиянию загрязнения атмосферы и других неблагоприятных факторов на структуру клеток тканей хвой (Sutinen, 1987, 1990; Pålomaki, Ratio, 1995; Wulff, Kärenlampi, 1996; Anttonen, Kärenlampi, 1996) и гистогенез проводящих тканей у хвойных растений (Митрухова, 1993; Стасова, 1996; Судачкова и др., 1996). Рассмотрены имеющиеся в литературе сведения по вопросам организации терминальной флоэмы у хвойных (Wallis et al., 1973; Carde, 1978; Gambles, Dengler, 1982; Гамалей, 1997), ультраструктуре и функциональной роли перламутровых оболочек проводящих элементов флоэмы (Hebant, 1969; Evert, Eichhorn, 1976; Курсанов, 1976; Данилова, Телепова, 1981). Обобщены данные по влиянию промышленных атмосферных выбросов на сосновые древостои в районах исследований (Kravkina, Miroslavov, 1993; Митрухова, 1993; Кайбияйнен и др., 1994; Ярмишко, 1997).

Глава 2. Объекты и методы исследований

Эксперимент по влиянию кислотного дождя на сосну обыкновенную. 10-летние саженцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с закрытой корневой системой были высажены в вегетационные сосуды и помещены в климатермосветокамеру КТЛК - 20000 (ГДР), объемом 16 м³, где поддерживались близкие к оптимальным условия для роста и фотосинтеза.

Опытные растения были обработаны: I вариант - р-ром H_2SO_4 с pH~3.0; II вариант - р-ром H_2SO_4 с pH~5.0; III вариант - дистилл. водой с pH~7 (влажный контроль). В качестве сухого контроля были использованы растения без обработки. Опытный материал отбирали через 5 ч, 24 ч, 1 нед. и 2 нед. после обработки, а сухой контроль - через 5 ч и 24 ч после обработки. Отбирали образцы коры ствола, побегов и хвои 2-го года и корней. Каждый вариант опыта включал 3 повторности, а сухой контроль - 2 повторности.

Полевые исследования. Район действия комбината "Североникель". Основные компоненты выбросов - SO_2 и тяжелые металлы (Cu, Ni, Co). Пробные площади (ПП) располагались в районах многолетних комплексных исследований (Ярмишко, 1997): (1) ПП - в 60 км от комбината (фоновый уровень загрязнения); (2) ПП - в 30 км от комбината (умеренная степень загрязнения); (3) ПП - в 10 км от комбината (высокая степень загрязнения). Материал был собран в конце августа 1997 г., на каждой ПП были взяты образцы хвои текущего (1-го), 2-го и 3-го лет жизни из средней части кроны 3-х сосен (возраст 40-50 лет). Аналогично образцы были собраны в августе 1999 г. Кроме того были взяты образцы коры с южной стороны ствола на высоте 1,3 м от земли.

Район действия Костомукшского ГОКа. Основные компоненты промышленных выбросов - SO_2 , и Fe. В качестве пробных площадей выбраны ПП локального мониторинга в зонах максимального загрязнения (0, 5 км, 2 км, 5 км от ГОКа), среднего уровня загрязнения (10 км от ГОКа) и минимального загрязнения (25 км от ГОКа) (Лазарева и др., 1992). Образцы хвои 1-го и 2-го лет жизни из средней части кроны сосен отбирали 29.09.92 г. и 25.01.93.

Методы исследований. Проводили светооптические и электронно-микроскопические исследования. Материал фиксировали по стандартному методу двойной фиксации (Уикли, 1975) с последующей заливкой в эпон 812. На ультратоме LKB-IV (Швеция) изготавливали срезы толщиной 2,5 мкм, окрашивали

сафранином, изготавливали постоянные препараты. Просмотр препаратов осуществляли на световом микроскопе Amplival (ГДР) с фотонасадкой mfmatic. Ультратонкие срезы изготавливали на ультратоме LKB-III, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца, просматривали в электронном микроскопе ПЭМ-100. На замораживающем микротоме Frigomobil (Австрия) изготавливали срезы толщиной 15-20 мкм, проводили гистохимические реакции на крахмал, лигнин, кутин, суберин согласно Г. Г. Фурст (1979). Расчет камбиальной активности осуществляли согласно Г. Ф. Антоновой, В. В. Стасовой (1988). Морфометрически измеряли площади пластид и протопластов клеток на компьютерных изображениях с помощью программы SigmaScanPro, определяли величину парциального объема пластидома (в %) (Платонова, Кораблева, 1998). Данные обрабатывали методами однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа и регрессионного анализа с помощью пакета статистических программ STATGRAPHICS Plus.

Глава 3. Общая характеристика проводящей системы сосны обыкновенной

Периферическая часть проводящей системы. Хвоя *Pinus sylvestris* L. имеет аксиальный центральный цилиндр, который отделен от мезофилла однослойной эндодермой. Вследствие лигнификации клеточных стенок эндодерма делит апопласт хвои сосны на домен мезофилла и домен флоэмы. Известно, что в хвое сосны обыкновенной и других видов сосен плотность плазмодесм в радиальных стенках клеток эндодермы намного выше, чем в тангентальных (Campbell, 1972; Walles et al., 1973; Carde, 1978). Наши исследования показали, что при развитии острого плазмолиза в мезофилле, клетки эндодермы не демонстрировали признаков плазмолиза, а большинство клеток трансфузионной паренхимы (внутри кольца эндодермы) были высоко вакуолизированы. Очевидно, более высокая плотность плазмодесм в радиальных стенках клеток эндодермы предоставляет

возможность более быстрого и эффективного распределения воды между ними, чем по направлению к мезофиллу. Как следствие, в условиях недостаточного водообеспечения снижается вероятность плазмолиза эндодермальных клеток и выход воды за пределы центрального цилиндра хвои.

Предполагают, что большая плотность плазмодесм в радиальных стенках эндодермальных клеток, по сравнению с тангентальными, позволяет сахарозе быстро транспортироваться по кольцу клеток эндодермы, окружающему стель (Carde, 1978; Gambles, Dengler, 1982). Вытянутая вдоль оси и овальная на поперечном срезе форма этих клеток предполагает сочетание радиального и продольно-осевого транспорта. Показано, что загрузка флоэмы в хвое осуществляется по "симпластическим мостикам загрузки", состоящим из клеток трансфузионной паренхимы и комплексов ситовидная клетка - клетка Страсбургера (КСтр) (Blechsmidt-Schneider, 2001). Мы считаем, что в хвое сосны эндодерма осуществляет сбор ассимилятов из мезофилла и их радиальный транспорт по направлению к "симпластическим мостикам загрузки". Исследования показали, что при высоком уровне крахмалонакопления в тканях хвои в целом, особенно увеличиваются в размерах крахмальные зерна пластид эндодермальных клеток. Это подтверждает активное участие эндодермы в аккумуляции и направленном транспорте фотосинтатов.

Отмечено, что в хвое сосны в ходе загрузки флоэмы по симпласту сахароза аккумулируется в зоне внутренних клеток трансфузионной паренхимы и КСтр (Blechsmidt-Schneider, 2001). Это повышает градиент концентрации между КСтр и ситовидной клеткой, и таким образом благоприятствует симпластической загрузке. Разная степень вакуолизации соседних КСтр свидетельствует об эффективном перераспределении эндоплазматической сети между ними. Плазмолиз КСтр указывает на возможность перехода избытка сахарозы из симпласта в апопласт этих клеток. Иногда в хвое сосны наблюдаются пустые оболочки некоторых

погибших КСтр, очевидно, в этом случае большую роль играет путь транспорта сахарозы по апопласту этих клеток.

Осевая часть проводящей системы. Ультраструктура и функции перламутровых оболочек ситовидных элементов. Ситовидные элементы проводящей флоэмы сосны обыкновенной имеют перламутровые оболочки (ПО), в которых выделяются 4 слоя: 1) узкая темная полоса, граничащая с полостью клетки; 2) примыкающий к ней широкий слой, имеющий ламеллярное строение; 3) средний более светлый слой и 4) наружный темный слой, который представляет собой первичную оболочку. Ламеллярный слой неоднороден по плотности упаковки микрофибрилл целлюлозы и по их ориентации относительно длинной оси клетки. Максимальная компактность слоя наблюдается со стороны полости ситовидного элемента, по мере удаления от плазмалеммы он постепенно становится все менее плотным и более рыхлым. Это может быть связано с тем, что между первичной оболочкой и плазмалеммой формируется объемная экстрацитоплазматическая зона, в которую из протопласта ситовидного элемента поступают материалы для строительства микрофибрилл оболочки. По-видимому, ПО элементов флоэмы участвуют в регуляции уровня сахарозы во флоэмном русле. При этом избыток сахарозы временно аккумулируется в экстрацитоплазматическом пространстве ПО, а часть сахарозы может использоваться для построения структурного вещества оболочек ситовидных клеток.

Глава 4. Особенности формирования и функционирования проводящей системы сосны обыкновенной в условиях камерального эксперимента по воздействию кислотного дождя

Периферическая часть проводящей системы. Острый плазмолиз клеток Страсбургера (КСтр) в сухом контроле (СК) через 24 ч после обработки и отсутствие плазмолиза КСтр в обработанной хвое указывали на то, что обработка опытными

растворами благоприятствовала оттоку сахаров из хвои. Йодная реакция на крахмал выявила высокий уровень крахмалонакопления в клетках паренхимных тканей хвои саженцев через 5 ч и 24 ч после обработки. В течение 5 ч после обработки произошло снижение парциального объема пластидома и возрастание объема вакуолей в клетках трансфузионной паренхимы обработанной хвои, по сравнению с СК. Это свидетельствовало о гидролизе зерен крахмала и усилении оттока ассимилятов в результате обработки хвои опытными растворами. В хвое, обработанной растворами кислоты (рН 3 и 5), гидролиз крахмала имел меньшую интенсивность, по сравнению с влажным контролем (рН 7). Показано, что изменение рН клеток, в числе других факторов, вызывает сокращение плазмодесм (Quader, Fast, 1990; Лялин, Ктиторова, 1985, 1989; Ктиторова и др., 1998). Очевидно, при обработке хвои растворами кислоты усиление оттока сахаров вследствие увлажнения тканей сдерживалось сокращением плазмодесм в ответ на изменение внутриклеточного рН.

Осевая часть проводящей системы - запасание и транспорт ассимилятов.

Йодная реакция на крахмал выявила высокий уровень крахмалонакопления в паренхимных клетках первичной коры побегов, ствола, корней саженцев. В течение эксперимента в этих клетках наблюдали сокращение парциального объема пластид, обусловленное растворением крахмальных зерен, и возрастание объема вакуолей. Это свидетельствовало о возрастании уровня растворимых сахаров в эндоплазматической сети клеток первичной коры побегов, ствола, корней саженцев вследствие гидролиза крахмальных включений. Время проведения эксперимента соответствовало периоду интенсивного роста верхушечных побегов у сосны обыкновенной в условиях южной Карелии, некоторая часть ассимилятов могла расходоваться на рост по диаметру (Макаревский, 1985). Очевидно, что гидролиз крахмала в паренхиме первичной коры осевых органов происходил с целью оттока растворимых сахаров в зоны интенсивного роста - к апексам моло-

дых растущих побегов. Интенсивность гидролиза крахмала в паренхиме коры осевых органов саженцев зависела от варианта обработки: она снижалась с уменьшением рН опытного раствора.

Гистогенез проводящих тканей ствола. Определяли число клеток в зонах дифференциации ксилемы в текущем приросте и клеток, составляющих камбиальную зону в стволах, побегах, корнях опытных саженцев в течение эксперимента. В стволах саженцев влажного контроля (рН 7) через 2 недели после обработки отмечено увеличение числа клеток в камбиальной зоне ствола, что говорит о слабом возрастании активности камбия в сторону ксилемы. У саженцев, обработанных растворами кислоты (рН 3 и 5), увеличения ширины камбиальной зоны ствола (по числу клеток) в течение эксперимента не отмечено.

Глава 5. Цитологические особенности проводящей системы сосны, произрастающей в условиях воздействия серосодержащих ксенобиотиков (в зонах действия Костомукшского ГОКа и комбината "Североникель")

Загрузка флоэмы фотосинтатами. В условиях загрязнения атмосферы в клетках мезофилла хвои сосен выявили отложение танниновых включений в виде ленты по периметру вакуоли, что соответствует тяжелой степени повреждения цитоплазматических структур (Baur, Walkinshaw, 1974; Mlodzianowski, Bialobock, 1977; Soikkeli, Tuovinen, 1979; Sutinen, Koivisto, 1992).

В клетках Страсбургера (КСтр) наблюдали появление крупной центральной вакуоли и плазмолиз этих клеток - как признаки ингибирования оттока под влиянием атмосферных поллютантов. Плазмолиз КСтр в хвое 1-го года отмечали чаще, чем в 2- и 3-летней. В хвое текущего года в зоне сильного загрязнения выбросами комбината "Североникель" (10 км) часто в плазмолизированных КСтр присутствовали крупные пластиды, заполненные крахмалом. Согласно нашим исследованиям и данным других исследователей (Campbell, 1972; Wallis et al.,

1973; Carde, 1978; Gambles, Dengler, 1982), интенсивное крахмалонакопление нехарактерно для КСтр. Плазмолиз этих клеток и нехарактерно высокий уровень крахмалонакопления в них указывают на длительное торможение оттока ассимилятов из КСтр по ситовидным элементам терминальной флоэмы в условиях сильного загрязнения атмосферы выбросами комбината "Североникель" (10 км). В хвое 2-го, 3-го года жизни на этом участке исследований часто наблюдали пустые оболочки погибших КСтр.

Гистогенез проводящих тканей ствола и побегов. По мере приближения к комбинату "Североникель", в текущих приростах побегов сосен увеличивались общее число делений инициали камбия и соотношение числа делений инициали с образованием элементов ксилемы и флоэмы (кс:фл). В текущих приростах ствола сосен общее число делений инициали камбия возрастало с увеличением уровня загрязнения, а соотношение кс:фл увеличивалось между участками с фоновым и средним уровнями загрязнения (60 км - 30 км), затем снижалось на участке с высокой степенью загрязнения (10 км). В проводящей флоэме ствола отмечены аналогичные изменения толщины ПО ситовидных элементов. Наибольшие по толщине ПО наблюдали на участке со средним уровнем загрязнения (30 км), а наименьшие - на фоновом участке (60 км). Сходство характера изменений толщины ПО и соотношения кс:фл в стволах сосен может быть обусловлено зависимостью обоих показателей от концентрации сахарозы во флоэмном эксудате.

Выводы

1. Установлено, что на уровне эндодермы осуществляется регуляция транспорта воды и ассимилятов в хвое сосны. Эндодерма осуществляет сбор фотосинтатов из мезофилла и их радиальный транспорт к "симпластическим мостикам загрузки". В условиях развития водного дефицита эндодерма ограничивает водоснабжение мезофилла путем регуляции выхода воды за пределы стебля.

2. В ходе загрузки флоэмы у сосны повышение концентрации сахарозы в эндоплазматической сети клеток Страсбургера сопровождается увеличением уровня их вакуолизации. Избыток сахарозы может переходить из эндопласта в апопласт этих клеток, что может приводить к их плазмолизу. В случае гибели некоторых клеток Страсбургера загрузка флоэмы сохраняется за счет транспорта сахарозы по апопласту в пределах группы этих клеток.

3. Перламутровые оболочки ситовидных элементов проводящей флоэмы, наряду с вакуолями паренхимных клеток, играют роль регуляторов уровня сахарозы во флоэмном русле. Возникающий во флоэмном эксудате избыток сахарозы временно аккумулируется в экстрацитоплазматическом пространстве перламутровых оболочек, часть сахарозы может использоваться для построения структурного вещества оболочек ситовидных клеток.

4. Воздействие газообразных поллютантов и кислотных дождей вызывает изменение внутриклеточного pH клеток хвои, что приводит к торможению загрузки флоэмы по симпласту.

5. В камеральном эксперименте показано, что ингибирование экспортной функции хвои растворами кислоты привело к снижению величины "запроса" на ассимиляты, поступавшего в побеги, ствол, корни саженцев, пропорционально кислотности опытных растворов. У саженцев влажного контроля (pH 7) через 2 недели после обработки возросла активность камбия ствола в сторону ксилемы.

6. При воздействии промышленных атмосферных эмиссий в условиях водного дефицита отмечается изменение формы танниновых включений в клетках мезофилла.

7. Установлено, что под действием промышленных атмосферных выбросов, в условиях недостаточного водообеспечения хвои, в клетках Страсбургера наблюдаются признаки ингибирования оттока фотосинтатов: увеличиваются уровни вакуолизации и крахмалонакопления, отмечается плазмолиз клеток.

8. В зоне действия комбината "Североникель" с возрастанием степени загрязнения в побегах сосен увеличиваются общее число делений камбия и соотношение числа делений камбия кс:фл. В стволах общее число делений камбия возрастает, а соотношение числа делений камбия кс:фл увеличивается между участками с фоновым и средним уровнями загрязнения (60 км - 30 км), затем снижается на участке с высокой степенью загрязнения (10 км).
9. С увеличением степени загрязнения атмосферы в зоне действия комбината "Североникель" в стволах сосен величина перламутровых оболочек ситовидных элементов изменяется в соответствии с величиной соотношения числа делений камбия кс:фл. Сходство характера изменений этих показателей может определять их обоюдная зависимость от концентрации флоэмного эксудата.

Список работ, опубликованных по материалам диссертации

1. Житкова Е. А. Накопление липидов в хвое сосны обыкновенной под действием SO_2 в составе выбросов Костомукшского ГОКа// 3-й ежегод. симп. "Физико-химические основы физиологии растений и биотехнология". 27-28 июня 1997 г. М. 1997. С. 58.
2. Житкова Е. А. Влияние SO_2 в составе выбросов Костомукшского горно-обогатительного комбината на структуру хвои сосны обыкновенной// Труды межд. конф. по анатомии и морфологии растений. 2-6 июня 1997 г. С.-П. 1997. С. 250.
3. Новицкая Л. Л., Фуксман И. Л., Житкова Е. А. Состояние вакуолярного аппарата клеток мезофилла хвои сосны как индикатор степени повреждающего воздействия сернистого ангидрида// Труды межд. конф. по анатомии и морфологии растений. 2-6 июня 1997 г. С.-П. 1997. С. 297 - 298.
4. Житкова Е. А. Влияние разных стрессовых условий на структурное и функциональное состояние хвои сосны и ели// Научные основы селекции древ. растений. Петрозаводск. 1998. С. 123 - 134.

5. Новицкая Л. Л., Житкова Е. А., Бумагина З. Д. Ультраструктура оболочек ситовидных элементов сосны, ели и березы// Бот. журн. 1999. Т. 84, N 5. С. 20-30.
6. Житкова Е. А., Фуксман И. Л. Мониторинг состояния сосновых древостоев в условиях техногенного загрязнения с помощью вторичных метаболитов// The 3rd International Youth Environmental Forum of Baltic Countries "Ecobaltica 2000". Abstracts Book. 26-30 June 2000. St. Petersburg. 2000. С. 84.
7. Фуксман И. Л., Исидоров В. А., Житкова Е. А. Использование вторичных метаболитов для мониторинга состояния древостоев в условиях различных стрессовых факторов// Мат. межд. конф. "Поморье в Баренц регионе. Экономика, экология, культура". Архангельск. 2000. С. 244.
8. Житкова Е. А. Влияние кратковременного воздействия кислотного дождя на активность камбия у сосны обыкновенной// Тез. докл. Всеросс. совещ. "Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды". Иркутск. 25-29 сент. 2000. С. 38.
9. Фуксман И. Л., Исидоров В. А., Житкова Е. А. Вторичные метаболиты сосны обыкновенной как индикаторы состояния древостоев в условиях техногенного загрязнения// Тез. докл. Всеросс. совещ. "Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды". Иркутск. 25-29 сент. 2000. С. 96.
10. Житкова Е. А., Новицкая Л. Л. Последствие кислотного дождя на особенности ксило- и флоэмогенеза у сосны обыкновенной// Мат. III межд. симп. "Строение, свойства и качество древесины-2000". 11-14 сент. Петрозаводск. 2000. С. 52 - 54.
11. Фуксман И. Л., Исидоров В. А., Житкова Е. А. Физиолого-биохимическая оценка влияния промышленного загрязнения на экосистемы сосновых лесов// Тез. докл. межд. конф. "Сохранение биологического разнообразия фенноскандии". 30 марта-2 апреля 2000 г. Петрозаводск. 2000. С. 100 - 101.

12. Житкова Е. А. Формирование и функционирование проводящей системы у сосны обыкновенной в условиях аэротехногенного загрязнения// Тез. Межд. конф. "Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке". Сыктывкар, 2001. С. 227- 228.

13. Фуксман.И. Л., Исидоров В. А., Житкова Е. А., Крутов В. И. Содержание серы, тяжелых металлов и фенольных соединений в хвое *Pinus sylvestris* L. в условиях техногенного загрязнения и фенольных соединений при поражении деревьев грибными болезнями// Растит. ресурсы. 2001. Т. 37, вып. 2. С. 13-22.

14. Житкова Е. А., Новицкая Л. Л. Особенности формирования и функционирования проводящей системы сосны обыкновенной после кратковременного воздействия кислотного дождя// Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем северо-запада России. Петрозаводск. 2001. С. 114 - 130.

15. Фуксман И. Л., Житкова Е. А., Крутов В. И. Метаболизм фенолов у хвойных пород в экстремальных стрессовых условиях техногенного загрязнения и поражения грибными болезнями// Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем северо-запада России. Петрозаводск. 2001. С. 143-156.

16. Житкова Е. А. О причинах плазмолиза клеток Страсбургера в хвое сосны обыкновенной// Труды II межд. конф. по анатомии и морфологии растений. 14-18 окт. 2002 г. С.-П. 2002. С. 278.

17. Фуксман И. Л., Житкова Е. А. Изменение метаболизма фенолов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях техногенного загрязнения// Труды II межд. конф. по анатомии и морфологии растений. 14-18 окт. 2002 г. С.-П. 2002. С. 317-318.

152.962.4

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 13.01.03.

Формат 60×84¹/₁₆. Бумага офсетная UNION PRINT S.

Гарнитура «Times». Печать офсетная. Уч.-изд. л. 1,0. Усл. печ. л. 0,93.

Тираж 100 экз. Изд. № 7. Заказ № 318

Карельский научный центр РАН

Редакционно-издательский отдел

185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50

