

Вплив асоційованих з альтитудою схилу умов мікроклімату та освітленості на фізіолого-біохімічні процеси в листі дерев прибережного лісу

Н.О. Хромих, А.І. Іванько, І.М. Коваленко, Ю.В. Лихолат, А.А. Алексєєва

*Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна
Сумський національний аграрний університет, Суми, Україна*

У листках *Acer platanoides* L. (автохтонний вид) та *Robinia pseudoacacia* L. (адвентивний вид) досліджено зміни вмісту хлорофілу (Chl a й Chl b) та активності каталази (CAT), бензидин-пероксидази (BPOD) і гваякол-пероксидази (GPOD), зумовлені локальними умовами мікроклімату та освітленості природної діброви, асоційованими з висотою правобережного крутосхилу р. Самара. Зростання альтитуди схилу супроводжувалось градієнтним збільшенням температури та освітленості, зниженням вологості, що викликало варіювання інтенсивності фотосинтетичного й антиоксидантних процесів у листі обох деревних порід. У листках клена зі збільшенням висоти схилу знижувалось співвідношення Chla/Chlb (від 4,7 на нижній частині схилу до 4,0 на верхній), тоді як у листках акації на обох частинах схилу воно дорівнювало 5,1. Зі зростанням температури та освітленості на верхній частині схилу збільшувалась частка каталази в сумарній антиоксидантній активності листків обох видів, що вказує на посилення захисної ролі каталази за умовного зростання ознак аридності. У листі клена виявлено високі рівні кореляції між активністю всіх ферментів і показниками освітленості, температури та вологості, тоді як для акації білої встановлено лише вибіркові достовірні зв'язки, що може слугувати маркером пристосованості автохтонного та адвентивного видів до асоційованих із висотою схилу екологічних умов природної діброви.

Ключові слова: Acer platanoides; Robinia pseudoacacia, схил; освітленість; мікроклімат; хлорофіл; антиоксидантні ферменти

Influence of the slope altitude-associated microclimate and light conditions on the physiological and biochemical processes in leaves of coastal forest trees

N.A. Khromykh, A.I. Ivan'ko, I.M. Kovalenko, Y.V. Lykholat, A.A. Alexeyeva

*Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine
Sumy National Agricultural University, Sumy, Ukraine*

The problem of natural forests conservation is relevant in the Ukrainian steppe zone where the forest ecosystems develop in the unfavorable conditions of geographic mismatch; therefore, they suffer as a result of any environmental changes. The hypothesis of susceptibility of tree leaves' metabolism even to slight changes of climatic parameters was tested. The study was conducted in more than 75 years-old natural mixed forest located on the right bank of the Samara river. The chlorophyll (Chl) content, and catalase (CAT), benzidine-peroxidase (BPOD) and guaiacol-peroxidase (GPOD) activities in leaves of autochthonous maple species (*Acer platanoides* L.) and adventive acacia species (*Robinia pseudoacacia* L.) were investigated on the lower (52 m above sea level, a.s.l.), middle (74 m a.s.l.) and upper (96 m a.s.l.) coastal slope altitude. In maple leaves decreasing chlorophyll amount on the middle and upper plots (8.8% and 19.5% compared with the lower plot) together with Chla/Chlb ratio decrease (from 4.7 on the lower to 4.4 on the middle and 4.0 on the upper plots) was found. Chlorophyll content in acacia leaves decreased only on the upper

plot (by 8.5% compared to the lower one), and Chla/Chlb ratio on the lower and upper plots reached 5.1. In maple leaves the increase in altitude was accompanied by the decrease in BPOD activity (by 26% and 63% on the middle and upper plots, accordingly), and GPOD and CAT (accordingly, by 31% and 37% on the upper plots compared to the lower plots). High correlation coefficients of light, temperature and humidity with activity of CAT (respectively, $r = -0.98$; $r = -0.85$; $r = 0.83$), BPOD ($r = -0.96$; $r = -0.93$; $r = 0.90$) and GPOD ($r = -0.98$; $r = -0.82$; $r = 0.82$) were estimated in *A. platanoides* leaves. Sharp decline in GPOD activity in *R pseudoacacia* leaves was revealed on the upper plot (by 95% compared to the lower one), whereas BPOD activity increased by 47% on the middle plot but decreased by 74% on the upper one compared to the lower plot and CAT activity on the middle and upper plots exceeded 4.3-fold and 1.8-fold the activity on the lower plot. In *R pseudoacacia* leaves high correlation of light, temperature and humidity was found with GPOD activity (respectively, $r = -0.99$; $r = -0.82$; $r = 0.82$), whereas correlation with the light level was significant only for BPOD ($r = -0.84$), and no significant correlation was recorded for CAT activity. Results of the study confirm high sensibility of photosynthetic and antioxidant processes in leaves of both tree species to microclimate changes, which is defined as a conventional enhancement of aridity traits when moving upwards on the slope. It is suggested that the level of correlation between enzyme activity and microclimate and lighting parameters can serve as a marker of tree species adaptation to the slope altitude-associated changes of the local environmental factors in the natural forest.

Key words: *Acer platanoides*; *Robinia pseudoacacia*, slope; light; microclimate; chlorophyll; antioxidant enzymes

Вступ

Екологічна та економічна значимість лісів зумовлює необхідність заходів щодо їх збереження під час кліматичних змін, які, за оцінками фахівців, протягом останніх десятиліть мають тенденцію до посилення аридності (Linder et al., 2014; Sperlich et al., 2015). Клімат відіграє ключову роль у формуванні та географічному розташуванні деревних видів (Dolgova 2004; Ramirez-Valiente., 2015), має визначний вплив на ріст дерев і лісову продуктивність (Mund et al., 2010; Harfouche et al., 2014), тому увагу науковців приділено прогнозуванню наслідків змін клімату. Очікується, що південні генотипи можуть витіснити лісові види у Західній та Центральній Європі (Bussotti 2015). Прогнозується (Talbi et al., 2015), що зростання температури та посушливості загострить проблему виживання рослин, особливо в аридних регіонах.

Указані проблеми актуальні для степової зони України, де лісові екосистеми перебувають в умовах географічної невідповідності умовам місцезнаходження (Bel'lgard, 1971), тому надзвичайно чутливі до будь-яких екологічних змін. Локальні умови для існування природних лісів створюються завдяки геоморфологічному

різноманіттю степової зони, зокрема, природні ліси правобережних крутосхилів степових річок є аналогами байрачних лісів. Нині територія України характеризується як лісодефіцитна, оскільки має показник лісистості близько 15,9% - один із найнижчих серед європейських країн (Tkach, 2012).

Збереження наявних типів лісів за кліматичних змін передбачає акліматизацію деревних видів завдяки генетичній і фенотипичній варіативності популяцій (Bussotti et al., 2015), тому актуальним є вивчення особливостей пристосування деревних рослин до асоційованих із певним місцезростанням екологічних факторів. Установлено (Bahuguna and Jagadish, 2015), що мікрокліматичні умови мають суттєвий вплив на фази розвитку рослин, зокрема, перехід від вегетативної до генеративної стадії. У змішаних лісах листя, пристосоване до затінених умов, має нижчий фотосинтетичний потенціал, проте менші негативні наслідки під час посухи (Sperlich et al., 2015). Вивчаючи вплив асоційованих із висотою схилу кліматичних умов у листках *Fagus sylvatica*, на нижній частині схилу виявили меншу продишову провідність, швидкість асиміляції вуглекислого газу, відношення

маси листка до його площі, натомість вищу фотохімічну активність і ефективність використання води (Rajsnerova et al., 2015). Показано (Morales et al., 2015), що ріст і фізіологічні процеси бразильського ендемічного виду *Vellozia gigantea* жорстко детерміновані сезонними умовами періоду дощів і посухи. Досліджуючи роль адаптованості до сонячної радіації, всередині крони двох екотипів *Eucalyptus globulus* знайшли листки, адаптовані до різних рівнів освітленості (James and Bell, 2000).

Пристосування рослин до впливу екологічних факторів реалізується через установалення оптимального рівня генетично детермінованих метаболічних процесів, що на клітинному рівні передбачає, зокрема, зміни активності антиоксидантних ферментів (Guo et al., 2015). Мета цієї статті – виявити варіювання інтенсивності фотосинтезу та антиоксидантних процесів у листі дерев залежно від локальних умов мікроклімату та освітленості природної діброви, асоційованих із різною висотою прибережного крутосхилу/

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проведено на Присамарському міжнародному біосферному стаціонарі ім. О.Л. Бельгарда у природній липово-ясеневій діброві віком понад 75 років, розташованій на крутосхилі південної експозиції правого берега р. Самара. Рівень метаболічних процесів у листі дерев за локальних мікрокліматичних умов і освітленості досліджували на верхній третині схилу з альтитудою (висота над рівнем моря) 96 м (ділянка ПП 207-III), середній третині з альтитудою 74 м (ділянка ПП 207-2IЧГ) та нижній третині з альтитудою 52 м (ділянка ПП 207-314). Аналіз метаболічних процесів проводили у листках порід другого деревного ярусу клена гостролистого (*Acer platanoides* L.) та акації білої (*Robinia pseudoacacia* L.).

Освітленість під наметом вимірювали на висоті 2 м протягом травня - липня опівдні у сонячну погоду з

мінімальною хмарністю відповідно до Alexeyev (1975) із використанням люксметра Ю-16. Синхронно з пробними площами визначали освітленість на відкритих ділянках у верхній, середній та нижній третинах схилу. Дані щодо температури та відносної вологості повітря, виміряні протягом вегетації за ясної погоди на висоті 1,5 м від поверхні ґрунту, наведено за Grytsan (2000).

Зразки листя відбирали у середині травня з 5-7 дерев одного вікового стану, готували усереднені зразки та за допомогою спектрофотометра КФК-3 визначали вміст хлорофілу (Chl a та Chl b) відповідно до Wintermans and De Mots (1965), активність каталази (CAT, EC 1.11.1.6) та пероксидаз (POD, EC 1.11.1.7) - за здатністю окиснювати бензидин (бензидин-пероксидаза, BROD) або гваякол (гваякол-пероксидаза, GPOD). Для визначення активності ферментів 0,1 г сирого рослинного матеріалу гомогенізували в 2,5 мл Трис-буфера (pH 7,0) з додаванням 0,1% полівінілпіролідону, екстракт центрифугували 15 хв за 10 000 об./хв. Активність каталази визначали згідно з Goth (1991) за 410 нм; для розрахунків використовували попередньо побудований калібрувальний графік. Активність BROD визначали відповідно до методу Gregory (1966) за зміною оптичної густини реакційної суміші за довжини хвилі 490 нм, активність GPOD – згідно з (Ranieri et.al., 1997) за 470 нм. Усі дослідження проведено у триразовому повторенні, результати наведено як середнє $\pm$ похибка (SD), а також опрацьовано із застосуванням кореляційного аналізу.

Результати та їх обговорення

Варіювання екологічних умов місцезростань, асоційованих з альтитудою схилу, зумовили особливості структури та видового складу досліджених ділянок природної діброви та світлопроникність їх намету. На ділянці ПП 207-IN у верхньому деревному ярусі домінували дуб звичайний (*Quercus robur* L.) і ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.), у другому ярусі

присутні клен гостролистий, акація біла в'яз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.) і липа серцелиста (*Tilia cordata* Mill.). у підліску розвинутий підріст клена, акації, в'яза, ясена. Деревостан дещо зріжений, зімкненість деревного намету у межах 0,6-0,7, тип світлової структури - напівтіньовий, світловий стан - посилений, ґрунтово-гідрологічні лісорослинні умови - свіжуваті. На ділянці ПП 207-2К зросла частка липи серцелистої та з'явився клен польовий (*Acer campestre* L.). Домінантами першого деревного ярусу були дуб звичайний та ясен звичайний, другого - клени гостролистий та польовий; акація біла виходила з деревного ярусу до складу

підросту. Зімкненість деревного намету - в межах 0,8-0,9, тип світлової структури - напівтіньовий, світловий стан - нормальний, лісорослинні умови - свіжі. На ділянці ПП 207-3И зареєстровано найсприятливіші лісорослинні умови, у видовому складі збільшилась частка дуба звичайного, липи серцелистої, клена польового. Зімкненість деревного намету - у межах 0,8-0,9, тип світлової структури - напівтіньовий, світловий стан - послаблений, ґрунтово-гідрологічні лісорослинні умови - свіжі. Виявлені особливості видового складу та стану деревостану відбилися на показниках освітленості під лісовим наметом (табл.).

Таблиця

Умови освітленості та мікроклімату ігід наметом природної діброви на правобережному схилі р. Самара

Показники, одиниці виміру	Нижня частина	Середня частина	Верхня частина
Освітленість під лісовим наметом, Ьх	1745 ±95	2190±115	4154 ±205
Ступінь освітленості під наметом відносно	3.51 ±0.21	4.30 ±0.28	8,20 ±0,72
Середня температура повітря (і), °С	25.0-26.0	26.5-27,0	27,5-28,0
Середня відносна вологість повітря (г), %	62-65	58-62	54-58

Посилений світловий стан діброви у верхній третині схилу, пов'язаний зі зрідженням деревостану та великою часткою напіважурнокронних порід, зумовив зростання освітленості під наметом до 8,2% відносно відкритих ділянок, що за даними Іван'ко (2008, 2009), властиво для насаджень напівосвітленого типу світлової структури. Збільшення частки щільнокронних порід та зімкненості деревного намету зумовило зниження освітленості у середній третині схилу до 4,3%, у нижній частині - до 3,5%, характерних, відповідно, для насаджень напів-тіньового та тіньового типу. Показники відносної вологості повітря під наметом природної діброви зменшувались, а значення температури збільшувались зі зростанням альтitudи схилу (табл.).

Отже, мікрокліматичні умови та рівень світлопроникності деревного намету зумовили асоційовані з альтitudою схилу зростання освітленості та температури на тлі зниження відносної вологості повітря. Такий напрям локальних змін факторів середовища ми визначили як умовне

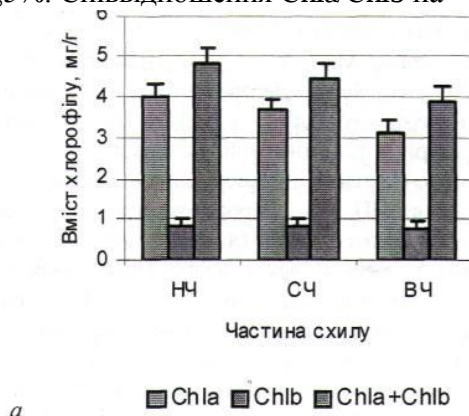
посилення ознак аридності та дослідили реакції відповіді метаболічних систем на ці зміни у листі клена гостролистого, який є автохтонним видом, та акації білої, яка є адвентивним видом і потрапила у природний ліс шляхом інвазії зі штучних місцезростань.

Одним із найчутливіших до впливу екологічних факторів метаболічних процесів у рослин є фотосинтез (Ramírez-Valiente et. al., 2015), зокрема, всі процеси біосинтезу фотосинтезувальних пігментів чутливі до умов вологозабезпеченості та освітленості (Pavlov, 2004). При зростанні альтitudи схилу та пов'язаних із нею змінах мікрокліматичних умов знижувався сумарний вміст хлорофілу та його молекулярних форм (Chl a та Chl b) у листі як клена гостролистого (рис. 1а), так і акації білої (рис. 1б).

У листі клена гостролистого зниження сумарного вмісту хлорофілів становило на середній і верхній частинах схилу 8,8% та 19,5% від вмісту на нижній частині. Зі зростанням висоти схилу співвідношення Chla/Chlb у листі клена

знижувалось з 4,7 до 4,4 на середній та до 4,0 на верхній частині схилу. Кореляційний аналіз виявив високий ступінь зв'язку між умістом хлорофілів у листках *A. platanoides* на різних частинах схилу та показниками освітленості ($r = -0,95$), температури ($r = -0,95$) та відносної вологості ($r = 0,91$).

У листі акації білої вміст хлорофілів на середині схилу не відрізнявся від такого на нижній частині, а на верхній знижувався лише на 8,5%. Співвідношення Chla/Chlb на



нижній і верхній частинах схилу порівнювало 5,1, тоді як на середній частині знижувалось до 4,7, що може бути пов'язано з погіршенням умов освітленості внаслідок зазначеного раніше виходу акації з деревного ярусу до складу підросту саме на середині схилу. Залежність вмісту хлорофілів у листі акації від асоційованих з альтитудою схилу освітленості, температури та вологості підтверджено парними коефіцієнтами кореляції (відповідно, $r = -0,98$; $r = -0,80$; $r = 0,79$).

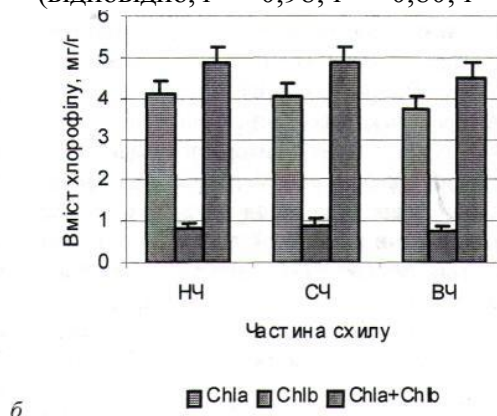


Рис. 1. Вміст хлорофілу а (Chla), хлорофілу b (Chlb) та сумарний вміст (Chla+Chlb) у листках *A. platanoides* (а) і *R. pseudoacacia* (б) у природній діброві на нижній (НЧ), середній (СЧ) і верхній (ВЧ) частинах правобережного схилу р. Самара

Тобто умовне посилення ознак аридності клімату в листі *A. platanoides* спричинювало помітне зниження інтенсивності фотосинтезу, а відносно зростання частки Chlb, роль якого є допоміжною та захисною (Pavlov, 2004), сприяло підтриманню фотосинтетичної функції. У листі *R. pseudoacacia* посилення ознак аридності на верхній частині схилу супроводжувалось незначним зниженням інтенсивності фотосинтезу без перерозподілу молекулярних форм хлорофілу. Отримані результати узгоджуються з даними Caudle et. al., (2014) про різноспрямовані реакції фотосинтетичного комплексу рослин на вплив посухи: толерантні види посилювали фотосинтетичну продуктивність і захист фотосистеми П, тоді як пристосовані до умов більшого зволоження рослини мали менший вміст хлорофілу та менше співвідношення Chla/Chlb. За зростання альтитуди схилу активність

антиоксидантних ферментів у листі *A. platanoides* знижувалася (рис. 2а), тоді як у листі *R. pseudoacacia* даний показник зазнав різноспрямованих змін (рис. 2б).

У листках клена значно зменшувалась активність ВРОД: на 25,7% і 63,4%, відповідно, на середній і верхній частинах схилу порівняно з нижньою. Активність GPOD і CAT на середині схилу знижувалась несуттєво, а на верхній частині - відповідно, на 31,4% і 37,4% від показників для нижньої частини схилу. Високим був кореляційний зв'язок між асоційованими з альтитудою схилу освітленістю, температурою, вологістю та активністю CAT (відповідно, $r = -0,98$; $r = -0,85$; $r = 0,83$), ВРОД ($r = -0,96$; $r = -0,93$; $r = 0,90$) і GPOD ($r = -0,98$; $r = -0,82$; $r = 0,82$). У листках клена гостролистого відмічено тенденцію до збільшення внеску каталази у сумарну антиоксидантну активність від 76,6% на нижній частині до 78,0% на середній і 79,0% на верхній частині схилу.

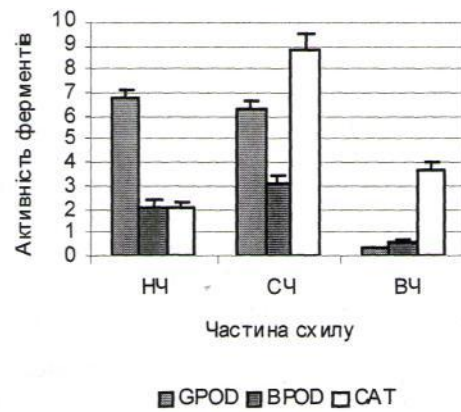
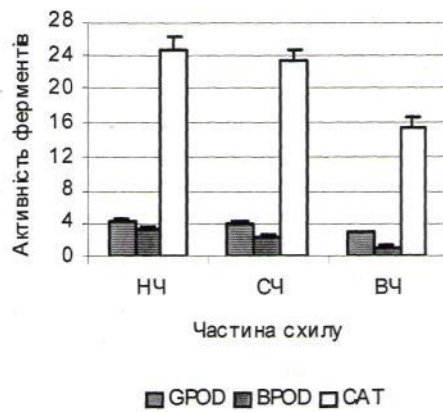


Рис. 2. Активність гваякол-пероксидази (GPOD, мМ тетрагваяколу/г*хв), бензидин-пероксидази (BPOD, опт. од./г-хв), каталази (CAT, мкМ H₂O₂/г-хв) у листках *A. platanoides* (а) і *R. pseudoacacia* (б) у природній діброві на нижній (НЧ), середній (СЧ) і верхній (ВЧ) частинах правобережного схилу р. Самара

У листках акації білої активність GPOD майже не змінювалась на середині схилу та різко (на 95%) знижувалась на верхній частині порівняно з нижньою. Активність BPOD на середині схилу перевищувала на 46,8%, а на верхній частині знижувалась на 74,1% від показника на нижній частині схилу. Активність каталази при зростанні альтитуди схилу суттєво збільшувалась: у 4,3 та 1,8 раза, відповідно, на середній та верхній частинах схилу. Установлено високий ступінь зв'язку між рівнем освітленості, температури та вологості на різних частинах схилу та активністю GPOD (відповідно, $r = -0,99$; $r = -0,82$; $r = 0,82$), тоді як для BPOD значущим був лише зв'язок з рівнем освітленості ($r = -0,84$), а для CAT не встановлено значущих коефіцієнтів. При зростанні висоти схилу у листках акації суттєво збільшувалась частка каталази у сумарній антиоксидантній активності: від 18,8% на нижній частині схилу до 48,1% на середній та до 80,2% на верхній частині схилу.

Рослинні пероксидази та каталази знешкоджують переважну більшість пероксиду водню, утвореного у метаболічних процесах за несприятливих умов середовища (Luna et. al., 2005) або за дії полютантів (Khromykh et. al., 2014); крім того, саме CAT контролюють рівень перекису водню, продукованого у процесах фотосинтезу та фотореспірації, яка посилюється внаслідок зростання сонячної радіації та температури (Quveal et. al.,

2007). Отримані нами результати дають підстави вважати, що збільшення частки CAT у сумарній антиоксидантній активності листків вказує на посилення ролі ферменту у захисті фотосинтетичного процесу *A. platanoides* і *R. pseudoacacia* при асоційованому з висотою схилу зростанні освітленості та температури повітря. Високий конституційний рівень активності CAT у листках клена гостролистого був, імовірно, достатнім для забезпечення захисних функцій навіть за незначної активації ферменту, тоді як у листках акації білої необхідною була набагато суттєвіша активація каталази.

Рослинні пероксидази задіяні у широкому колі фізіологічних процесів (Ranieri et. al., 2001), тому варіювання їх активності у листі *A. platanoides* і *R. pseudoacacia* свідчило про залежність метаболічних процесів від умов середовища на певній частині схилу. Зокрема, зниження активності BPOD у листках клена могло бути спричинене змінами едафічних умов, оскільки пероксидазна активність суттєво залежить від складу ґрунту (Rogozhyn, 2004). Послаблення активності GPOD у листках клена та акації могло бути також пов'язане з перебудовами метаболізму фенольних сполук, адже відомо (Allision and Schultz, 2004) що активність GPOD позитивно корелює з їх умістом. У листках акації на середині схилу високий рівень пероксидазної активності можна

пов'язати з відомим (Lee et. al., 2007) посиленням процесу лігніфікації за несприятливих умов середовища. Зниження активності пероксидаз у листках клена та особливо акації на верхній частині схилю могло вказувати на ріст вмісту цукрів за умов більшої освітленості, що супроводжується зменшенням пероксидазної активності (Allison and Schultz, 2004).

Зумовлене змінами екологічних факторів варіювання активності ферментів свідчить про високу чутливість антиоксидантної системи листків *A. platanoides* і *R. pseudoacacia* навіть до незначних змін температури, освітленості та відносної вологості повітря. Зроблений висновок узгоджується з даними Bahuguna and Jagadish (2015) про надійну мережу термальних сенсорів у рослин для забезпечення акліматії до короточасних коливань і адаптації до поступових змін температури, а також із даними Tikhonov (1999) про високу чутливість рослин до рівня освітленості та наявності тонких біохімічних механізмів, які дозволяють відстежувати зміни тривалості, інтенсивності та спектрального складу світла, щоб своєчасно регулювати різні фізіологічні процеси. У листках *A. platanoides* і *R. pseudoacacia* виявлено різні рівні кореляції між активністю антиоксидантних ферментів та асоційованими з альтитудою схилю умовами мікроклімату та освітленості (високий ступінь зв'язку для всіх ферментів автохтонного виду та лише окремі кореляції для адвентивного), виходячи з чого ми припустили, що зазначений рівень кореляцій може слугувати маркером пристосованості деревних видів до зміни локальних екологічних факторів природної діброви на прибережному крутосхилі.

Висновки

Установлено високу чутливість метаболічних процесів у листках *A. platanoides* і *R. pseudoacacia* до асоційованого зі збільшенням висоти схилю зростання температури та освітленості та зниження вологості, яке було умовно визначено як посилення ознак аридності. Загальні закономірності для обох деревних

видів полягали у тому, що зростання альтитуди схилю супроводжувалось зменшенням сумарного вмісту хлорофілів, посиленням ролі каталази у захисті фотосинтетичного процесу, ймовірними перебудовами фенольного метаболізму та посиленням накопичення цукрів у листках. Видові особливості позначились на співвідношенні Chla/Chlb, яке на верхній частині схилю помітно зменшувалось у листках клена гостролистого, але не змінювалось у листках акації білої. Тобто, за умовного посилення ознак аридності у листках *A. platanoides* оптимізація функціонування фотосинтетичного комплексу здійснювалась за рахунок відносного зростання частки Chlb, тоді як у листках *R. pseudoacacia* фотосинтетична продуктивність підтримувалась без перерозподілу молекулярних форм хлорофілу. Зростання альтитуди схилю зумовлювало те, що у листках автохтонного виду зміни активності всіх антиоксидантних ферментів відбувались за високого ступеня кореляції зі змінами температури, освітленості й вологості, тоді як у листках інвазійного виду виявлено лише окремі достовірні зв'язки. Рівень кореляційних зв'язків між параметрами мікроклімату та освітленості та активністю антиоксидантних ферментів у листках дерев може бути маркером пристосованості видів до локальних екологічних умов природної діброви.

Бібліографічні посилання

Alexeyev, V.A., 1975. Svetovoy rezhym lesa [Light regime of forest]. Nauka, Leningrad (in Russian).

Allison, S.D., Schultz, J.C., 2004. Differential activity of peroxidase isozymes in response to wounding, gypsy moth, and plant hormones in Northern red oak (*Quercus rubra* L.). J. Chem. Ecol. 30(7)/1363-1379.

Bahuguna, R.N., Jagadish, K.S.V., 2015. Temperature regulation of plant phenological development. Environ. Exp. Bot. 111(3), 83-90.

Bel'gard, A.L., 1971. Stepnoe lesovedeniye [Steppe Forestry]. Lesnaya promyshlennost, Moscow (in Russian).

- Bussotti, F., Pollastrini, M., Holland, V., Bruggeman, W., 2015. Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environ. Exp. Bot.* 111(3), 91-113.
- Caudle, K.L., Johnson, L.C., Baer, S.G. Maricle, B.R., 2014. A comparison of seasonal foliar chlorophyll change among ecotypes and cultivars of *Andropogon gerardii* (Poaceae) by using nondestructive and destructive methods. *Photosyn-thetica* 52(4), 511-518.
- Dolgova, L.G., 2004. Aktivnost' peroksidazy - pokazatel' us-toychivosti rasteniy-introdutsentov v usloviyakh stepnoy zony Ukrainy [Peroxidase activity - an indicator of plant exotic species stability in the steppe zone of Ukraine]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 12(1), 38-42 (in Russian)
- Goth, L., 1991. A simple method for determination of serum catalase activity and revision of reference range. *Clinica Chimica Acta* 196, 143-152.
- Gregory, R.P.F., 1966. A rapid assay for peroxidase activity. *Biochem. J.* 101(3), 582-583.
- Grytsan, Y.I., 2000. Ekologichni osnovy peretvoryuyuchogo vplyvu lisovoy roslynnosti na stepove seredovysche [Ecological bases transformative impact of forest vegetation on steppe environment]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Guo, B., Dai, S., Wang, R., Guo, J., Ding, Y., Xu, Y., 2015. Combined effects of elevated CO₂-contaminated soil on the growth, gas exchange, antioxidant defense, and Cd accumulation of poplars and willows. *Environ. Exp. Bot.* 115(10), 1-10.
- Harfouche, A., Meilan, R., Altman, A., 2014. Molecular and physiological responses to abiotic stresses in forest trees and their relevance to tree improvement. *Tree Physiol.* 34(11), 1181-1198.
- Ivan'ko LA., 2009. Znachennya typu svitlovoy struktury pry formuvannyi shtuchnykh lisovukh biogeostenoziv u stepu [Significance of light structure in formation of planted forest ecosystems in steppe]. *Pytannya lisovogo stepoznavstva ta lisovoy rekultivatsyi zemel* 38, 59-64 (in Ukrainian).
- Ivan'ko, LA., 2008. Effekt melanizatsiyi iskusstvennykh na-sazhdeny kak faktor ykh ustoychivosti v stepnoy zone [Melanization effect of plantations as a factor in their sustainability in the steppe zone]. *Ecology and Noospherology* 19(3-4), 181-184 (in Russian).
- James, S.A., Bell, D.T., 2000. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances. *Tree Physiol.* 20, 1007-1018.
- Khromykh, N.O., Bilchuk, V.S., Rossykhina-Galycha, G.S., Vinnychenko, O.M., 2014. Sezonna dynamika antyoksidant-nykh protsessiv u lystkah *Acer negundo* za dii polyutantiv [Seasonal dynamics of antioxidative processes in *Acer negundo* leaves under pollutant action]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 22(1), 71-76 (in Ukrainian).
- Lee, B.-R., Kim, K.-Y., Jung, W.-J., Avice, J.-C., Ourry, A., Kim, T.-H., 2007. Peroxidases and lignification in relation to the intensity of water-deficit stress in white clover (*Trifolium repens* L.). *J. Exp. Bot.* 58(6), 1271-1279.
- Linder, M., Fitzgerald, J.B., Zimmermann, N.E., Reyer, C., Del-zon, S., van der Maaten, E., Schelhass, M.-J., Lasch, P., Eggers, J., van der Maaten-Theunissen, M., Suckow, F., Promas, A., Poulter, B., Hanewinkel, M., 2014. Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *J. Environ. Manage.* 146(12), 69-83.
- Luna, CM., Pastori, G.M., Driscoll, S., Grotan, K., Bernard, S., Foyer, C.H., 2005. Drought controls on H₂O₂ accumulation, catalase (CAT) activity and CAT gene expression in wheat. *J. Exp. Bot.* 56(411), 417-423.
- Morales, M., Garcia, Q.S., Munne-Bosch, S., 2015. Ecophysiological response to seasonal variations in water availability in the arborescent endemic plant *Vellozia gigantea*. *Tree Physiol.* 35(3), 253-265.
- Mund, M., Kutsch, W.L., Wirth, C., Kahl, T., Knohl, A., Sko-markova, M.V., Schulze, E.D., 2010. The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary

- productivity in an old-growth, mixed beech forest. *Tree Physiol.* 30(6), 689-704.
- Pavlov, I.N., 2004. Vliyanye vybrosov aluminievogo zavoda na sodержanye chlorophylla v list'yakh depev'ev i kustarnykov [The impact of aluminum factory emissions on chlorophyll content of trees and shrubs]. *Sbornyk statey po materialam Vserossiyskoy nauch.-prakt. konferentsyi*, Krasnoyarsk, 1, 164-170 (in Russian).
- Queval, G., Thominet, D., Vanacker, H., Miginiac-Maslow, M., Gakiere, B., Noctor, G., 2009. H₂O₂-activated up-regulation of glutathione in *Arabidopsis* involves induction of genes encoding enzymes involved in cysteine synthesis in the chloroplasts. *Mol. Plant* 2(2), 344-356.
- Rajsnerova, P., Klem, K., Holub, P., Novotna, K., Vecerova, K., Kozacikova, M., Rivas-Ubach, A., Sardans, J., Marek, M.-V., Penuelas, J., Urban, O., 2015. Morphological, biochemical and physiological traits of upper and lower canopy leaves European beech tends to converge with increasing altitude. *Tree Physiol.* 35(1), 47-60.
- Ramirez-Valiente, J.A., Koehler, K., Cavender-Bares, J., 2015. Climatic origins predict variations in photoprotective leaf pigments in response to drought and low temperature in live oaks (*Quercus* series *virentes*). *Tree Physiol.* 35(1), 521-534.
- Ranieri, A., Castagna, A., Baldam, B., Soldatini, G.F., 2001. Iron deficiency differently affects peroxidase isoforms in 1 sunflower. *J. Exp. Bot.* 52(354), 25-35.
- Ranieri, A., Castagna, A., Lorenzini, G., Soldatini, G.F., 1997. Changes in thylakoid protein patterns and antioxidant levels in two wheat cultivars with different sensitivity to sulphur dioxide. *Environ. Exp. Bot.* 37, 125-135.
- Rogozhyn, V.V., 2004. peroxidaza kak komponent antioxidant-noy sistemy zhyvykh organizmov [Peroxidase as a component of antioxidative system of living organisms]. *Giord*, S.-Peterburg (in Russian).
- Sperlich, D., Chang, C.T., Penuelas, J., Gracia, C., Sabate, S., 2015. Seasonal variability of foliar photosynthetic and morphological traits and drought impacts in a Mediterranean mixed forest. *Tree Physiol.* 35(5), 501-520.
- Talbi, S., Romero-Puertas, M.S., Hernandez, A., Terron, L., Ferchichi, A., Sandalio, L.M., 2015. Drought tolerance in a Saharian plant *Oudneya africana*: Role of antioxidant defences. *Environ. Exp. Bot.* 111(3), 114-126.
- Tikhonov, A.N., 1999. Regulyatsiya svetovykh i temnovykh stadiy fotosyntheza [Regulation of light and dark phases of photosynthesis]. *Sorosovsky Obscheobrazovatelny Zhurnal* 11, 8-15 (in Russian).
- Tkach, V.P., 2012. Lisy ta lisystist v Ukraini: Suchasny stan i perspektyvy rozvytku [Forests and forest cover in Ukraine: Current state and prospects for development]. *Ukrayns'ky Geografichny Zhurnal* 2, 49-55 (in Ukrainian).
- Wintermans, J.F.G.M., De Mots, A., 1965. Spectrophotometric characteristics of chlorophyll a and b and their phaeophytins in etanol. *Biochim. Biophys. Acta* 109(2), 448-453.