

**ИЗМЕНЕНИЕ МЕТАБОЛИЗМА *LONICERA CAERULEA* L. (*CAPRIFOLIACEAE*)
В ТЕКТОНИЧЕСКИ АКТИВНОЙ ЗОНЕ ГОРНОГО АЛТАЯ (СЕВЕРО-ЧУЙСКИЙ ХРЕБЕТ)**

И.Г. Боярских¹, В.Г. Васильев², Т.А. Кукушкина¹

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: irina_2302@mail.ru
²Новосибирский институт органической химии им. Н.Н. Ворожцова СО РАН,
630090, Новосибирск, просп. Акад. Лаврентьева, 9, e-mail: vgvasil@nioch.nsc.ru

Изучен индивидуально-групповой состав биологически активных фенольных соединений листьев жимолости синей в геологически активной зоне Горного Алтая. В микропопуляции *Lonicera caerulea* L. s. l., находящейся в зоне активного тектонического разлома, наряду с увеличением дисперсии стабильных признаков жимолости, наблюдалось более интенсивное накопление в листьях основных индивидуальных компонентов биофлавоноидов.

Ключевые слова: *Lonicera caerulea*, активный тектонический разлом, магнитное поле, ВЭЖХ-МС анализ, флавоноиды, гидроксикоричные кислоты.

**CHANGE OF METABOLISM *LONICERA CAERULEA* L. (*CAPRIFOLIACEAE*)
IN TECTONIC ACTIVE ZONE OF THE MOUNTAIN ALTAI (NORTH CHUYA RANGE)**

I.G. Boyarskikh¹, V.G. Vasiliev², T.A. Kukushkina¹

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: irina_2302@mail.ru
²Novosibirsk N.N. Vorozhtsov Institute of Organic Chemistry, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Lavrentjev ave., 9, e-mail: vgvasil@nioch.nsc.ru

An individual-group composition of biologically active phenolic compounds of blue honeysuckle leaves was studied in the geoactive zone of the Altai Mountains. In *Lonicera caerulea* L. s. l. micropopulation in the zone of an active tectonic fault a more intensive accumulation of the basic individual ingredients of bioflavonoids in leaves was observed along with increase in a dispersion of stable signs of a honeysuckle.

Key words: *Lonicera caerulea*, active tectonic fault, magnetic field, LC-MS analysis, flavonoids, cinnamic acids.

Комплекс космических, геологических, климатических, атмосферных, гидрологических факторов непрерывно воздействует на биотический компонент экосистемы. На современном этапе в центре внимания экологии – познание и изучение последствий техногенного загрязнения природной среды. В отличие от техногенных процессов природные геологические процессы функционируют непрерывно, обуславливая глобальную миграцию вещества, в том числе максимальную величину повсеместного поступления тяжелых металлов в окружающую среду. В геоактивных зонах спектр геохимических, геофизических и геодинамических полей может оказывать совместное воздействие на биоту (Барабошкина, 2002).

У древесных растений (в связи с их долговечностью) защитные биологические реакции формируются под влиянием повторяющихся длительное время стрессов. Визуально фиксируемые признаки неблагополучия, такие как замедление роста, изменение окраски, морфологические отклонения, могут быть

индикаторами уже необратимых изменений в метаболизме растения, но любым морфологическим изменениям предшествует перестройка метаболизма. Анализируя биохимические реакции на определенные природные стрессы и сравнивая их с правильно подобранным контролем, можно сделать важные выводы о состоянии среды даже при отсутствии внешних симптомов повреждения у растений (Судачкова и др., 1997).

К наиболее распространенным соединениям вторичного метаболизма растений относятся фенольные соединения, в частности фенилпропаноиды (флавоноиды и гидроксикоричные кислоты), образование которых происходит практически во всех растительных клетках. Флавоноидные соединения будучи постоянными и универсальными компонентами растительных тканей, несут значительную функциональную нагрузку: играют важную роль в окислительно-восстановительных и защитных реакциях; защищают растительные ткани от избыточной сол-

нечной радиации; влияют на проницаемость мембран; являются субстратами ряда ферментов. Защита растений против широкого спектра стрессовых факторов обеспечивается способностью флавоноидов противодействовать окислительным процессам. Различные неблагоприятные факторы вызывают повреждения растений, при этом они усиливаются окислительными реакциями, в ответ на которые происходит активизация биосинтеза флавоноидов, являющихся мощными природными антиоксидантами. Значительное повышение концентрации флавоноидов может свидетельствовать о наличии негативного воздействия на организм растения (Запрометов, 1996).

Для выявления спектра ответных реакций растений на комплекс факторов, связанных с неоднородностью геологической среды, ранее была изучена внутривидовая изменчивость плодов жимолости синей – *Lonicera caerulea* L. s. l. в локальной геологически активной зоне Горного Алтая (Boyarskikh, Shitov, 2010). Участок характеризуется высокой сейсмической активностью (связан с эпицентральной частью Чуйского землетрясения 2003 г., подновляющимися тектоническими разломами (Алтайское (Чуйское) землетрясение..., 2004), находится у подножия Северо-Чуйского хребта, на границе с Курайской межгорной котловиной, в долине р. Ак-Туру, на высотах 1660–2100 м над ур. м. (Кош-Агачский р-н). Геоморфологически в форме неотектонических уступов на этом участке проявлены два активных разлома, зоны которых перекрыты моренными отложениями. Тектонические разломы хорошо картируются в магнитном поле, поскольку многие горные породы являются магнитными. Сопоставление магнитометрических исследований с картой активных тектонических разломов (Карта..., 1997) позволило выделить опытные микроучастки (A1 и A2) в зонах активных разломов и контрольные (K1–K6) – вне их. Для сравнительного анализа выбраны экологически сходные микроучастки, различающиеся по геофизическим характеристикам.

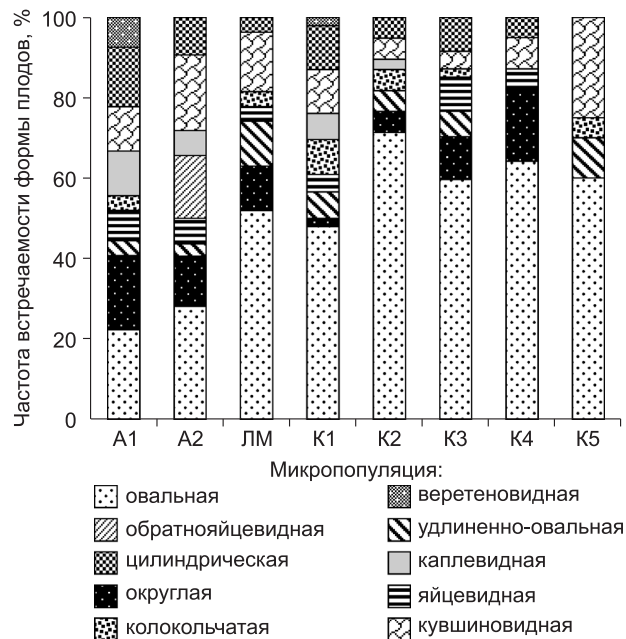


Рис. 1. Распределение растений *L. caerulea* в микропопуляциях долины р. Ак-Туру по форме плодов.

Исследования показали, что в микропопуляциях A1 и A2, находящихся в зонах магнитных аномалий, увеличивается дисперсия наиболее стабильных признаков жимолости синей (морфометрические показатели плодов). В целом в исследуемом районе, как и в других популяциях жимолости Горного Алтая, чаще встречались растения с овальной формой плодов, однако их доля различалась в зависимости от близости расположения микропопуляций к зонам с магнитными аномалиями (рис. 1). На микроучастках с аномальными изменениями магнитного поля (A1 и A2) форма плодов достоверно отличалась от контрольных участков меньшей выравненностью, асимметричностью (табл. 1). Вне зон с аномалиями магнитного поля увеличивалась частота встречаемости растений с плодами правильной овальной формы. На нижнем по вертикальному профилю микроучастке в аномальной

Таблица 1

Значения критерия χ^2 на аномальных и контрольных участках

Микроучастки	Между показателями частоты встречаемости различной формы плодов			Между показателями частоты встречаемости вкусовых вариаций плодов		
	A1	A2	LM	A1	A2	LM
K1	1.4	4.3	2.7	4.4	5.5	26.9
K2	19.5	27.3	2.9	3.3	5.2	24.6
K3	16.6	24.1	1.8	10.1	12.7	39.6
K4	19.9	27.8	3.1	56.4	59.8	96.7
K5	2.5	6.1	1.6	82.9	89.1	127.4
	Критическое значение критерия $\chi^2_{0.05} = 3.84$, $\chi^2_{0.01} = 6.64$, $\chi^2_{0.01} = 10.0$			Критическое значение критерия $\chi^2_{0.05} = 5.99$, $\chi^2_{0.01} = 9.2$		

Примечание. Выделенные жирным шрифтом значения критерия χ^2 превышают их критическое значение, что говорит о наличии существенной разницы между частотой встречаемости разных форм в данном варианте сравнения.

Изменчивость морфометрических признаков плодов

Микропопуляция и высота над ур. м., м	Число растений	Длина плода		Ширина плода		Индекс плода	
		среднее, мм	V, %	среднее, мм	V, %	среднее, мм	V, %
A1, 1760–1780	26	13.0±0.76	29.4	8.1±0.67	41.2	1.70±0.09	26.3
A2, 1845–1855	32	13.1±0.40	16.6	8.5±0.29	17.9	1.60±0.07	23.9
K2, 1870–1880	38	14.8±0.44	18.8	9.5±0.28	18.1	1.60±0.04	16.4
K3, 1890–1920	47	14.8±0.36	16.9	9.7±0.19	13.6	1.52±0.03	15.1
K5, 2060–2100	23	14.3±0.39	12.3	9.7±0.31	14.1	1.50±0.06	17.9

зоне разлома (A1) плоды были самые мелкие, здесь же наблюдалась и наибольшая вариабельность как по длине, так и по ширине плода (повышенный и очень высокий уровни изменчивости). Микропопуляция в разломной зоне A2 также характеризуется мелкими плодами, но они более выровнены по размерам. На контрольных участках K2 и K3, расположенных вне зоны разломов, плоды более крупные. С увеличением высоты (K5) наблюдается тенденция к их уменьшению (табл. 2). Дисперсионный анализ морфометрических признаков показал, что для длины плодов ANOVA(5, 182) = 3.2, для ширины ANOVA(5, 182) = 4.6, для индекса ANOVA(5, 182) = 2.4, это говорит о достоверном влиянии месторасположения участков с вероятностью 99 % на длину и ширину плодов и с вероятностью 95 % на индекс плодов. По длине и ширине плодов A1 и A2 достоверно отличаются от ближайшего экологически сходного контрольного участка K4. Вариабельность всех морфометрических признаков на участке A1 достоверно выше, чем на контрольных участках. На участке A2 существует различие с ближним контрольным участком по индексу формы.

Известно, что горькоплодность является доминантным признаком *L. caerulea*, в большей части ее ареала вкус плодов горький и они не съедобны. В то же время популяции Камчатки, Курил, Сахалина, Охотского побережья, Приамурья и Забайкалья характеризуются низким процентом встречаемости горькоплодных растений (Скворцов, Куклина, 2002). Согласно нашим исследованиям, в долине р. Ак-Туру высокий полиморфизм вкусовых вариаций плодов отмечался в зонах магнитных аномалий, вследствие чего частота встречаемости растений с безгоречными плодами увеличивалась до 59 %. По мере удаления от этих микроучастков повышалась частота встречаемости растений с плодами горького и хинно-горького вкуса до 65 % (K5). Достоверная разница по показателю частоты встречаемости вкусовых вариаций плодов наблюдалась между микропопуляциями в зонах магнитных аномалий и удаленными от них контрольными участками K3, K4 и K5 (см. табл. 1). Это дает основание предположить о возможной связи активной тектоники с массовым проявлением рецессивного признака жимолости синей.

Широко известно для многих видов растений, что наибольший уровень внутривидовой изменчивости

наблюдается в неблагоприятных для данного вида условиях. Увеличение уровня изменчивости морфометрических и качественных признаков плодов, а также уменьшение их размеров указывают на вероятность угнетающего воздействия аномальных зон разлома на развитие растений. В литературе часто отмечается, что увеличение вариабельности, лабильности морфологических свойств является результатом адаптивных реакций биологических систем на изменившиеся условия существования (Мамаев, 1973; Позолотина, 1996).

К важнейшим ответным реакциям растений на стрессовое воздействие среды относится физиолого-биохимическая перестройка метаболических процессов в тканях растений. Проведенный сравнительный анализ суммарного содержания флавонолов в листьях растений жимолости из аномального A1 и контрольных (K4 и K5) участков показал, что содержание флавонолов в сумме (в процентах на абсолютно сухую массу) составляет: на участке A1 – 5.7 %, на K4 – 3.6, на K5 – 3.8 %, что свидетельствует об усилении биосинтеза общей суммы флавонолов под воздействием факторов, связанных с тектонической активностью (Боярских, Кукушкина, 2009).

Следует отметить, что хотя в настоящее время в мировой и отечественной литературе накоплен значительный объем данных об изменениях отдельных биохимических характеристик растительных объектов под воздействием абиотических факторов среды, интерпретация полученных результатов не всегда однозначна. Так, например, содержание фенольных соединений под воздействием загрязнений по данным одних исследователей повышается, а по данным других, наоборот, снижается (Судачкова и др., 1997; Loponen et al., 1998; Olsson et al., 1998; Giertych et al., 1999; Saleem et al., 2001). Подобные эффекты объясняются тем, что индивидуальные флавоноидные компоненты, возможно, формируют разные типы ответной реакции на неблагоприятное воздействие: синергизм, антагонизм либо индифферентность. Следовательно, предсказать результирующий отклик на воздействие того или иного фактора зачастую проблематично.

Для выявления влияния на метаболизм растений комплекса факторов, связанных с геологической активностью, в настоящей работе нами выполнено сравнительное изучение изменчивости содержания

фенилпропаноидов в листьях жимолости с акцентом на индивидуальные флавоноидные компоненты, включая и гидроксикоричные кислоты, поскольку, по мнению Р.А. Ларсона (Larson, 1988), наиболее перспективные соединения, повышенная концентрация которых может служить мерой устойчивости к различным окислителям, – это кофейная, хлорогеновая кислота и ее производные, включая кофеилхинную кислоту.

Поскольку фенольные соединения характеризуются широким спектром биологического действия, большое значение придавалось выбору опытных и контрольных микроучастков для сравнительного анализа. В связи с вертикальной зональностью, характерной для горных районов, микроучастки в зоне разлома (А3) и контрольный (К5), находящиеся в верхнем лесном поясе, отличаются по микроклиматическим условиям (повышенной влажностью и интенсивностью солнечной радиации) от А1, А2 и К6 (средний лесной пояс). В связи с тем, что эти факторы могут оказывать влияние на изменение содержания биологически активных веществ (БАВ) в тканях растений, сравнение проводилось между микроучастками, близкими по высоте и находящимися в сходных геоботанических условиях (табл. 3). Для определения содержания фенольных соединений в растениях *L. caerulea* отбирали среднюю пробу с 20–30 особей на каждом микроучастке.

Содержание флавоноидов и гидроксикоричных кислот в листьях жимолости определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Для получения экстрактов листьев жимолости точную навеску измельченного сырья (около 0.5 г) исчерпывающе экстрагировали 70%-м этанолом на водяной бане при температуре кипения растворителя. Перед анализом проводили пробоподготовку образца методом твердофазной экстракции через

патрон. На промытый водой патрон наносили раствор пробы, промывали 70%-м, затем 96%-м этанолом. Для работы брали объединенные фракции. Идентификация отдельных компонентов анализируемых экстрактов и оценка их относительного содержания проводились с помощью ВЭЖХ-МС анализа (Шинкаренко, Васильев, 2008). Сравнительный анализ содержания индивидуально-группового состава фенольных соединений в листьях растений из разных зон выполняли по площадям хроматографических пиков при длине волны 340/32 нм.

В состав системы для ВЭЖХ-МС анализа входили жидкостной хроматограф Agilent 1200 (с диодно-матричным детектором) и гибридный квадруполь-времяпролетный масс-спектрометр micrOTOF-Q (фирма Bruker). Колонка: Zorbax SB-Aq, 2.1 × 150 mm, 3.5 micron. Элюент: 2 % HCOOH-ACN (линейный градиент содержания ACN от 5 до 25 % с 0 до 15 мин, от 25 до 90 % с 20 до 25 мин). Скорость потока: 0.2 мл/мин. UV-Vis-детектирование выполнялось на пяти длинах волн: 255/16, 340/32, 370/80, 460/80 и 650/80 нм. Кроме этого, сохранялся каждый второй из доступных системе UV-Vis-спектров (150 спектров в минуту) в диапазоне 230–700 нм. Рабочие параметры масс-детектирования. Метод ионизации: электростатическое распыление при атмосферном давлении (API-ES). Сканирование отрицательных ионов в диапазоне m/z = 100–1000. Поток газа-осушителя (азот) – 8 л/мин, его температура – 240 °С, давление на распылителе – 2.0 бар.

На основании данных сравнительного анализа времени удерживания пиков вещества на хроматограммах анализируемых и стандартных образцов, а также компьютерного сравнения спектров поглощения, полученных при хроматографировании пиков, с имеющейся у нас библиотекой выявлено наличие в растворах хлорогеновой и дикофеилхинной кислот,

Таблица 3

Эколого-географические особенности микропопуляций *L. caerulea* в долине р. Ак-Туру (частично основана на опубликованных данных Н.Н. Лащинского (1960))

Популяция	Местонахождение	Рельеф, растительность
1-я аномальная зона (А1)	Северо-Чуйский хр., сев. макросклон, левый берег р. Ак-Туру, просека, сев.-вост. склон, 1780 м над ур. м.	Долинный кедрово-елово-лиственничный лес. Подлесок средней густоты, невысокий, представлен <i>L. caerulea</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>C. uniflora</i> , <i>Pentaphylloides fruticosa</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Caragana arborescens</i> , <i>Spiraea media</i> и <i>S. ehamaedrifolia</i> . Травянистый покров низкорослый и пятнистый, основной фон образует разнотравье: <i>Helictotrichon pubescens</i> , <i>Geranium pseudosibiricum</i> , <i>Carex macroura</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Vupleurum multinerve</i> , <i>B. aureum</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Artemisia macrantha</i> и <i>A. sericea</i> . Всего встречается до 35 видов. Зеленомошно-брусничные сообщества находятся в микропонижениях и среди подлеска
2-я аномальная зона (А2)	Северо-Чуйский хр., сев.-вост. склон, левый берег р. Ак-Туру, 1855 м над ур. м.	
Контроль-6 (К2)	Северо-Чуйский хр., сев.-вост. склон, левый берег р. Ак-Туру, 1700 м над ур. м.	
3-я аномальная зона (А3)	Северо-Чуйский хр., сев.-вост. склон, левый берег р. Ак-Туру, 2020 м над ур. м.	Долинный лиственнично-кедровый лес, в подлеске преобладают: <i>Betula rotundifolia</i> и <i>L. caerulea</i> . Остальные виды <i>Cotoneaster uniflora</i> , <i>Pentaphylloides fruticosa</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Caragana arborescens</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Salix reticulata</i> встречаются единично. В разреженном травяно-кустарничковом покрове 30 % участвует <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Cerastium lithospermumifolium</i> , <i>Aegopodium hyemale</i> , <i>Equisetum hyemale</i> , <i>Viola altaica</i> , <i>Festuca altaica</i> , <i>Empetrum androgynum</i> . Моховой и лишайниковый покров обильный и сплошь покрывает почву плотным и упругим слоем в 7–10 см
Контроль-5 (К5)	Северо-Чуйский хр., сев.-вост. склон, левый берег р. Ак-Туру, 2070 м над ур. м.	

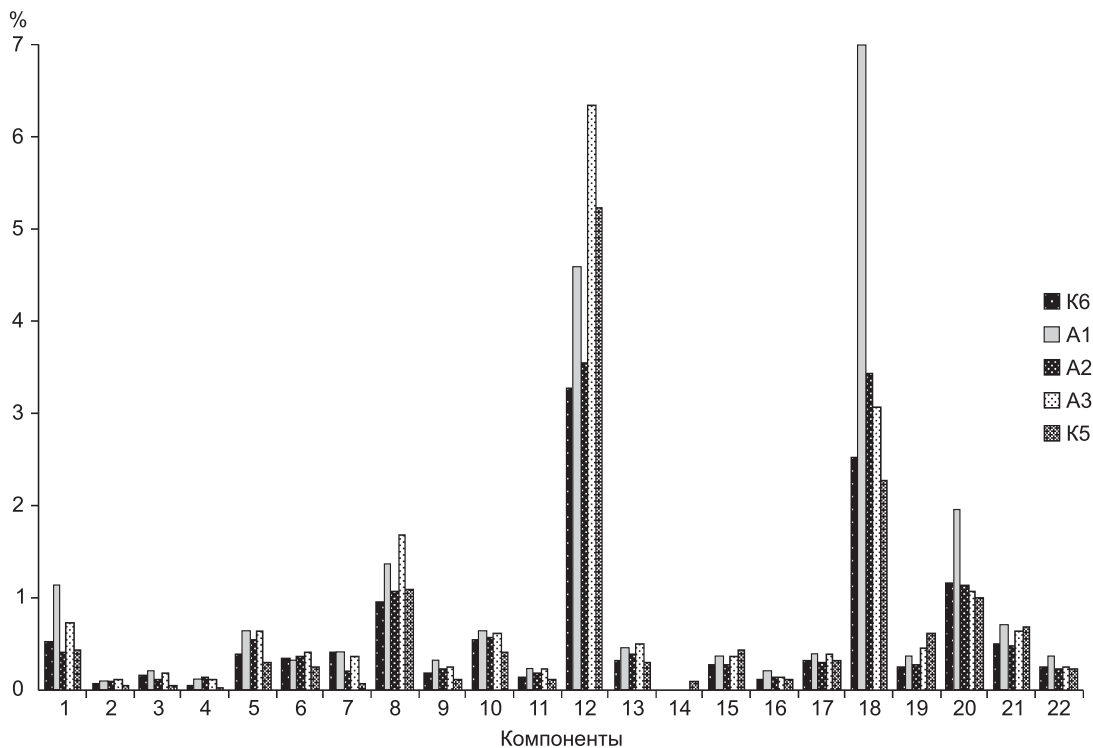


Рис. 2. Содержание фенольных соединений в листьях растений *L. caerulea* из разных по геофизическим характеристикам участков (площадь хроматографических пиков, %):

1 – хлорогеновая кислота (RT = 13.2); 3 – гликозид кверцетина (RT = 16.6); 5 – гликозид лютеолина (RT = 17.7); 6 – гликозид кверцетина (RT = 17.8); 7 – рутин (RT = 18.5); 8 – гликозид лютеолина (RT = 18.7); 10 – гликозид кверцетина (RT = 19.3); 11 – гликозид лютеолина (RT = 19.6); 12 – гликозид лютеолина (RT = 19.8); 13 – рутинозид лютеолина (RT = 20.1); 15 – гликозид апигенина (RT = 20.4); 18 – дикофеилхинная кислота (RT = 21.3); 19 – гликозид апигенина (RT = 21.9); 20 – дикофеилхинная кислота (RT = 22.1); 21 – гликозид лютеолина (RT = 22.7); 2, 4, 9, 14, 16, 17, 22 – неидентифицированные компоненты.

рутина, присутствие в большом количестве производных лютеолина, апигенина и кверцетина. Остальные компоненты пока не идентифицированы.

Сравнительный анализ хроматограмм экстрактов листьев *L. caerulea*, отобранных из разных по геофизическим характеристикам точек, показал сходный качественный состав фенолпропаноидов в листьях жимолости. Количественные показатели индивидуально-группового состава БАВ имели значительные отличия в зависимости от места произрастания растений (рис. 2).

При сравнении содержания отдельных групп фенольных соединений в листьях жимолости, собранных в среднем лесном поясе на участках А1, А2 и К6 (табл. 4), установлено, что в зоне магнитной аномалии (А1) суммарное содержание гидроксикоричных кислот, производных флавонов и суммы всех фенольных

компонентов, определенных хроматографическим методом, возрастает соответственно в 2,4, 1,4 и 1,7 раза по сравнению с контрольным микроучастком (К6) вне зоны магнитной аномалии. На участке А2 такой реакции мы не наблюдаем. Это свидетельствует о возможном влиянии комплекса геолого-геофизических и геохимических факторов, связанных с активной тектоникой, на усиление биосинтеза названных веществ, причем их воздействие проявляется локально в связи с тектонической неоднородностью. В верхнем лесном поясе также отмечается наличие биохимической реакции растений на проявление геологической активности, но разница по накоплению БАВ между аномальным и контрольным участками была небольшой. Не отмечено и значительного увеличения фенолпропаноидов в связи с высотой. При сравнении контрольных участков К5 и К6, расположенных на разных вы-

Таблица 4

Содержание отдельных классов фенольных соединений в листьях растений *L. caerulea* из разных по геофизическим характеристикам участков (площадь хроматографических пиков в %)

Класс фенолпропаноидов	К6, 1700 м	А1, 1780 м	А2, 1855 м	А3, 2020 м	К5, 2070 м
Сумма гидроксикоричных кислот	4.2	10.0	5.0	4.8	3.7
Сумма производных флавонов	6.4	9.1	7.0	11.1	8.7
Сумма флавонолов и их производных	1.5	1.6	1.2	1.6	0.8
Сумма фенолпропаноидов	12.6	21.8	14.0	18.4	14.1

сотах, снижалось накопление флавонолов и гидроксикоричных кислот и несколько увеличивались флавоны на высоте 2060–2100 м над ур. м. (К5). Суммарное значение флавонолов и их производных в зависимости от места произрастания жимолости изменялось незначительно, но наибольшие их значения относятся к микроучасткам в зонах разлома (А1 и А3).

Сравнительный анализ содержания индивидуальных фенольных компонентов в листьях жимолости, растущей на разных микроучастках долины р. Ак-Туру, показал, что их накопление происходило более интенсивно в зоне активного тектонического разлома на стыке Курайской степи и Северо-Чуйского хребта (А1). Реакция флавонолов (рутин и другие гликозиды кверцетина) на изменение условий среды на этом участке отличается большей индифферентностью. Небольшое снижение биосинтеза гликозидов апигенина и лютеолина ($RT = 22.7$) наблюдалось на микроучастке (А3) в зоне разлома в верхнем лесном ярусе (см. рис. 2).

Комплексные исследования в долине р. Ак-Туру (Горный Алтай, Северо-Чуйский хребет) показали, что в локальных зонах активных тектонических разломов увеличивался биосинтез отдельных групп фенольных соединений в растениях. В микропопуляциях *L. caerulea*, находящихся на этих участках, происходит более интенсивное накопление большинства индивидуальных компонентов флавоноидной природы. Наиболее значительна разница по содержанию

основных фенольных соединений, характерных для листьев жимолости, – хлорогеновой и дикофеилхиновой кислот, а также гликозидов лютеолина.

Изменение концентраций соединений вторичного метаболизма указывает на биохимическую перестройку в органах растений, связанную с адаптационными процессами и инициируемую геофизическими и геохимическими литосферными воздействиями, поскольку известно, что активные зоны тектонических разломов являются каналами, по которым происходит подъем глубинных жидкостей и газов на поверхность земли. Они изменяют химический состав почв и приземной атмосферы вдоль разломов, могут оказывать мутагенное влияние на биоту (Трифонов, 1999).

Фенотипический полиморфизм морфометрических и биохимических признаков растений на микроучастках в зонах геологической неоднородности проявляется локально. Это связано, по всей видимости, с различной степенью активности геохимического и геофизического воздействия в разных точках разлома.

О наличии связи между высоким полиморфизмом вкусовых вариаций плодов жимолости и, как следствие, увеличением частоты встречаемости растений с безгоречными плодами с активными геологическими процессами, говорит также и приуроченность сладкоплодных популяций *L. caerulea* к районам с высокой тектонической активностью (Камчатка, Курильские о-ва, Забайкалье).

ЛИТЕРАТУРА

- Алтайское (Чуйское) землетрясение: прогнозы, характеристики, последствия // Материалы науч.-практ. конф. Горно-Алтайск, 2004. С. 25–31.
- Барабашкина Т.А. Феномен эколого-геологического риска // Земля и Вселенная. 2002. № 1. С. 18–26.
- Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений / Судачкова Н.Е., Шеин И.В., Романова Л.И. и др. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1997. 176 с.
- Боярских И.Г., Кукушкина Т.А. Влияние геологической активности на увеличение полиморфизма ценных для интродукции признаков жимолости синей // Вестн. Алтай. гос. аграр. ун-та. 2009. № 12 (62). С. 28–33.
- Запрометов М.Н. Фенольные соединения и их роль в жизни растения. М., 1996. 45 с.
- Карта активных разломов Северной Евразии. М 1:5 000 000 / Под ред. В.Г. Трифонова. М., 1997.
- Лацинский Н.Н. Естественное возобновление лиственницы сибирской в главнейших типах леса Горного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1960. 18 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1973. 283 с.
- Позолотина В.Н. Адаптационные процессы у растений в условиях радиационного воздействия // Экология. 1996. № 2. С. 111–116.
- Скворцов А.К., Куклина А.Г. Голубые жимолости: Ботаническое изучение и перспективы культуры в средней полосе России. М., 2002. 160 с.
- Трифонов В.Г. Активная тектоника и геоэкология // Проблемы геодинамики литосферы. 1999. С. 44–62. (Тр. ГИН РАН; Вып. 511)
- Шинкаренко Ю.В., Васильев В.Г. Фенолкарбоновые кислоты *Myosotis krylovii* и *M. palustris* // Химия природ. соед. 2008. № 5. С. 512–513.
- Boyerskikh I.G., Shitov A.V. Intraspecific Variability of Plants: The Impact of Active Local Faults // Man and the Geosphere / I.V. Lorinsky (Ed.). N.Y., 2010. P. 145–167.
- Giertych M.J., Karolewski P., De Temmerman L.O. Foliage age and pollution alter content of phenolic compounds and chemical elements in *Pinus nigra* needles // Water, Air, and Soil Pollution. 1999. V. 110. P. 363–377.
- Larson R.A. The antioxidants of higher plants // Phytochemistry. 1988. V. 27, N 4. P. 969–978.
- Loponen J., Ossipov V., Lempa K., Haukioja E., Pihlaja K. Concentrations and among-compound correlations of individual phenolics in white birch leaves under air pollution stress // Chemosphere. 1998. V. 37, N 8. P. 1445–1456.
- Olsson L.C., Veit M., Weissenböck G., Bornman J.F. Differential flavonoid response to enhanced UV-B radiation in *Brassica napus* // Phytochemistry. 1998. V. 49, N 4. P. 1021–1028.
- Saleem A., Loponen J., Pihlaja K., Oksanen E. Effect of long-term open-field ozone exposure on leaf phenolics of European silver birch (*Betula pendula* Roth) // J. Chem. Ecol. 2001. V. 27, N 5. P. 1049–1062.