

УДК 581.522.4 (151+192+198)

П.С. Гнатів

ПРИСТОСУВАЛЬНІ РЕАКЦІЇ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН У ТРАНСФОРМОВАНОМУ ЕКОЛОГІЧНОМУ СЕРЕДОВИЩІ

Гнатив П. С. Приспособительные реакции древесных растений в трансформированной экологической среде // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2003. – 18. – С. 175-184.

На основании анализа исторического развития и современных представлений сформулированы оригинальные выводы о сущности приспособительных реакций растительного организма. Взаимовлияние среды обитания и живых организмов рассматривается в единстве физических и химических обратных связей. Зольно-химический и органо-химический состав сухого вещества листьев древесных растений предлагается рассматривать как показатель адаптивного состояния особи или группы в конкретных условиях их существования и как зеркало состояния экологической среды.

Hnativ, P. Adaptive reactions of wood plants in transformed ecological environment // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – L'viv, 2003. – 18. – P. 175-184.

On the basis of the analysis of historical development and modern views the original conclusions about the essence of such fundamental scientific categories as the environment and adaptation vegetative organism are formulated. The mutual influence of life environment and alive organisms is considered in the unity of physical and chemical feedback. The chemical and biochemical structure of leaves dry substance of wood plants is offered to be considered as a parameter of an adaptive indicator of a person or group in the specific conditions of their existence and as a mirror of the condition of ecological environment.

Природне середовище й адаптація організмів, ключові чинники еволюції біоти, тепер перебувають у центрі уваги з огляду на актуальність проблеми збереження біотичного різноманіття на Землі. Параметри екологічного середовища в теперішній час зазнають значних змін різного ступеня й напрямків, залежно від переважаючого за масштабами характеру людської діяльності: агрогенних (лісове й сільське господарство), техногенних (урбанізація, індустріалізація, мілітаризація), рекреагенних. На заході України найбільші зміни середовищевірних компонентів екосистем відбуваються під впливом техногенезу й урбанізації ландшафтів і полягають у значній, подекуди докорінній руйнації чи перебудові структури й функцій природних екосистем, створенні на їх місці регульованих або штучних [12, 10, 19, 5, 18]. Прикладом є урбаністична екосистема міста Львова. Її середовище нами використано як полігон для досліджень дії нового антропогенного комплексу чинників адаптації деревних рослин.

Важливість розуміння адаптації живих організмів до умов сучасного навколишнього середовища, що активно антропогенно змінюється, підкреслюється у кожній ґрунтовній праці з теорії еволюції [23]. Поряд з цим, досі біологи не можуть дійти згоди, щоб дати вичерпне засадниче визначення суті взаємодії організму і середовища. Проте, якщо взяти до уваги, що фізичне й хімічне середовище існування біоти спочатку еволюціонувало автономно, за універсальними законами каналізуючи еволюцію породжених ним систем на щораз вищому рівні складності, то будь-які еволюційні пристосування у живому світі, набуті багатьма поколіннями організмів, с

лишень продовженням цього ж загального розвитку, є нескінченними, не оптимальними.

Сьогодні багато ключових питань адаптаціогенезу, як і раніше, залишаються предметом дискусії [25, 17, 8]. Адже, маємо такі факти у сфері дослідження біохімічної адаптації рослин, як пристосувальне поєднання у деяких трав'яних видів двох шляхів фотосинтезу; невизначеність механізму протидії аноксії [17]; недоведеність того в який спосіб пролін, гліцинбетаїн, похідні сірки й одноатомні спирти сприяють адаптації рослин до посухи і засолення [30]; нерозкритість механізму детоксикації двоокису сірки в рослинах [22]; нерозгаданість точного механізму адаптації до впливу важких металів [17, 32]; неясність механізму нагромадження металів рослинами [27]; незмінність концентрації розчинних вуглеводів у клітинному соку й амінокислотного складу білкових речовин листкового апарату [14] за поглинання листками сублетальних доз на субклітинному рівні, коли вже починається деградація мембранних структур, транспортних шляхів та інших компонентів протопласту [23]; неоднозначність реакції пігментного комплексу на забруднення повітря [8] (вміст хлорофілу в більшості видів рослин значно перевищує ту межу, яка забезпечує максимальне поглинання променистої енергії зеленим листям [31, 33]). Туму виникає запитання: чи можуть мікрометаболічні реакції клітин, окремі учасники чи продукти метаболізму бути використані у якості сталих, універсальних показників модифікаційного пристосування деревного рослинного організму до оточуючого його фізичного середовища? Адже антропогенні фактори, як правило, діють на зелені об'єкти комплексно, тому реакції рослинних організмів на біохімічному і клітинному рівнях проявляються у не передбачуваних, і досі не змодельованих в лабораторних експериментах, формах. Поряд з цим визнано, що 4/5 всіх відомих природних органічних речовин вторинного метаболізму мають рослинне походження [17, 21].

Водночас дослідження ряду авторів, що велись тривалий час, підтверджують тісний зв'язок між анатомо-морфологічною будовою і стійкістю фотосинтезуючого листкового апарату до різноманітних антропогенних чинників. Однак зміна динаміки і змісту внутрішніх процесів у рослині (характеру і темпу біосинтезу [2, 6]), потоки пластичних речовин, які змінюють субклітинну кількісно-якісну структуру органів і згодом забезпечують анатомічну та морфологічну перебудову всього організму [7], досі не мають належного наукового пояснення. Крім того, як зауважує І.І. Коршиков [8], фізіолого-біохімічні механізми адаптаціогенезу, що забезпечують формування зміненої архітекτονіки органів рослин техногенних екотопів, досі маловивчені.

Повертаючись до витоків філогенезу [34, 1, 31] й узагальнюючи сучасні дослідження [24, 28, 29, 17, 26], можна сформулювати чотири еволюційні стадії взаємодії живих організмів із середовищем: 1) рослини будувались із тих же елементів, з котрих складене навколишнє середовище; 2) у ході розвитку залежність організму від середовища автоматизувалася (адаптованість зростала); 3) розвинулася така здатність до протистояння середовищу, яка стабілізувала клітинну організацію; і нарешті 4) рослини отримали змогу спрямовано адаптуватися до середовища, набуваючи здатності контролю щодо якісних і кількісних змін своїх внутрішніх параметрів за допомогою фізико-хімічних рецепторів та здійснювати відповідні корекції.

Новаторська теорія еволюції А. Ліма-де-Фарія [26] твердить, що "...адаптація – в основному стан внутрішній, оскільки диктується автоеволюцією, – стан, в якому немає

нічого перманентного, повного й оптимального”..., тому адаптація ніколи не буває оптимальною і повною. Автор узагальнює, що “... зміна не буває “кращою” чи “вигіднішою”, вона лишень призводить до стану, відмінного від попереднього... Те, що в одному випадку забезпечує більшу відповідність із середовищем, в іншому створює протилежну ситуацію... Автоєволюція різних рівнів створює стан на рівні організму завжди далекий від оптимального й завершеного”. На думку А. Ліма-де-Фарія [26], існує взаємодія між автоєволюціями середовища й автоєволюціями організму й результати цієї взаємодії мають антитетичний характер. За одних обставин має місце конфронтація, за інших – координація. Координація створює ілюзію існування мети адаптації. Однак, ніщо в природі немає мети, стверджує автор [26].

Але нині пануюча синтетична теорія еволюції трактує адаптацію, як процес еволюційної зміни, з допомогою якої організм отримує все більше і більше вдалий шлях розв’язання виникаючих перед ним проблем [25]. Вона базуються на тому, що кожний аспект морфології, фізіології і поведінки даного організму був створений природним добром як вирішення тієї чи іншої проблеми, поставленої середовищем.

Е. Піанка [13] підтримує поняття оптимальної композиції або адаптивного комплексу, що вважається унікальною властивістю конкретного організму і називається коадаптивним комплексом фізіологічних, екологічних і етологічних особливостей. Його визнання повинно би підтверджувати положення про адаптацію як інтегрований процес. І дійсно уявна мета пристосування організмів у природі видається єдиною, але здійснюється по-різному. Зокрема В. Лархер [11] наводить приклади, коли одноклітинний автотрофний організм водорості за мінімально сприятливих умов фотосинтетичної продукції негайно розмножується і спостерігається нарощування чисельності угруповання і загальної біомаси організмів. В однорічних трав’яних рослин всі процеси спрямовані на забезпечення повного циклу генеративних функцій упродовж року. У багаторічників формуються запаси ресурсів для того, щоб у наступний сприятливий сезон мати стартовий поштовх до формування й дозрівання плодів і насіння.

У деревних видів тактика адаптації є більш складною, зате менше залежною від короточасних критичних періодів у ході вегетації і триває відповідно до сезонних кліматичних циклів у місяцях зростання. Відмінність організму зрілого дерева, як морфо-функціональної системи, від трав’яного, і тим більше тваринного, доволі значна: за обсягами метаболізму й транзиту потрібних і супутніх речовин, за ступенем захищеності внутрішньорганізмового середовища (відкрите у трав’яних рослин, дещо захищене у деревних, напіввідкрите у тварин, контрольоване у людини), за функціональною диференціацією (крона, гілки, листки, корені) і спеціалізацією складових системи, за автономністю та вразливістю морфологічних (листки, стовбур і корені) і функціональних (пігментна, судинна й запасуюча, ферментна й гормональна) підсистем і їх взаємодією.

Мета нашої роботи – довести ефективність структурнометаболічних показників стану листків деревних рослин для оцінювання ходу їх адаптації в урбатехногенному середовищі життя.

Матеріал і методика досліджень

У насадженнях вздовж вулиць, що пролягають у густонаселеному промислово-транспортному районі м. Львова, а також у замиському лісі (контроль) і Ботанічному

саду УкрДІТУ (центральна частина м. Львова), було визначено групи дерев (5-10 особин) 20-30-річного віку з максимально близькими морфолого-таксаційними характеристиками. На модельних об'єктах відбір проб листків для аналізу виконано впродовж літнього періоду активності асиміляційно-дисиміляційних процесів за загальноприйнятими методиками. Лідируючі пагони поточного року зрізали з південно-східного боку крони на висоті 5-8 м по 4-5 з кожного модельного дерева і формували середні проби з листків для кожного варіанту. Аналізували метаболічний склад листків за такими показниками: білок (за Барштейном), зола („мокрим“ озолінням за Лебеядцевим), клітковина (за Геннебергом-Штоманом), ліпіди (за Рушковським) у відсотках на суху масу. Вміст водорозчинних цукрів визначали за Бертраном відновленням окису міді. Запаси крохмалю в листках аналізували осадженням йодом біхроматометричним методом. Вміст безазотистих екстрактивних речовин (БЕР) розраховували як різницю між сумою всіх визначених аналітичним шляхом органічних і мінеральних компонентів та кількістю абсолютно сухої речовини листків [15, 16]. Статистичне опрацювання даних виконано методом дисперсійного аналізу з використанням *Mikrosoft* і *Excel Statistica 6,0*. За отримання розрахункового критерію Фішера, більшого за критичний ($F_{\phi} > F_{кр}$), обчислювали найменшу істотну різницю між варіантами досліді з п'ятивідсотковим рівнем значущості ($НІР_{05}$) у фактичних одиницях; якщо $F_{\phi} < F_{кр}$ – різницю між варіантами вважали недостовірною.

Результати досліджень

На початкових етапах онтогенезу деревних рослини пластичні речовини витрачаються на розбудову й зміцнення організму [11, 9], нарощування адаптаційного потенціалу. З року в рік у дерева збільшується внутрішній міжсезонний резерв асимілянтів, одночасно автоматизується залежність від зовнішніх умов. Особливо це актуально для новоінтродукованих видів, або тих, що культивуються у несприятливих для них умовах. Згодом маса фотосинтезуючих органів може зменшуватися до 5-1%, наприклад у старих дерев, що зумовлює потребу високопродуктивної “роботи”, щоб забезпечувати бодай мінімальну потребу у вуглеводах.

У літньозелених дерев, що переважають у лісостеповій зоні України, від початку розпускання листя близько третини запасних речовин використовуються для розбудови асимілюючих поверхонь, котрі дуже швидко починають продукувати свою частку внеску в спільний баланс, чим допомагають формуванню листків і пагонів нового приросту. На момент повного розгортання продукуючої потужності рослини листки містять певні пропорції органічних [4] і мінеральних [3] речовин, співвідношення яких адекватно відбиває реалізацію адаптивного потенціалу рослини в конкретних умовах її життя. Після сформування продукуючої листкової маси пагони активно фотосинтезують і все дерево насичується асимілянтами. Як правило, потік вільних вуглеводів потрапляє у квітки й ростучі плоди, решта – у камбій, а надлишки — в зачатки бруньок і місця відкладення крохмалю в коріннях і корі. Квіткові бруньки започатковуються із вільних залишків матеріалу.

У таких видів, як бук лісовий, у зимовий період головний резерв вуглеводів зберігається у вигляді крохмалю у коріннях, частково у стовбурі й гілках, а перед

розпусканням листя прямує до бруньок [11]. На початку розпускання листя у них, і в пагонах, відмічаються лише сліди крохмалю. У критичний період (середина літа) в листках у значній кількості синтезуються цукри й нагромаджується крохмаль (рис. 1), більше, ніж у гілках. Крохмаль до осені утримується на сталому рівні, згодом у вигляді цукрів перетікає у пагони й гілки, до зими концентрується у стовбурі й далі прямує в корені, де нагромаджується в запас.

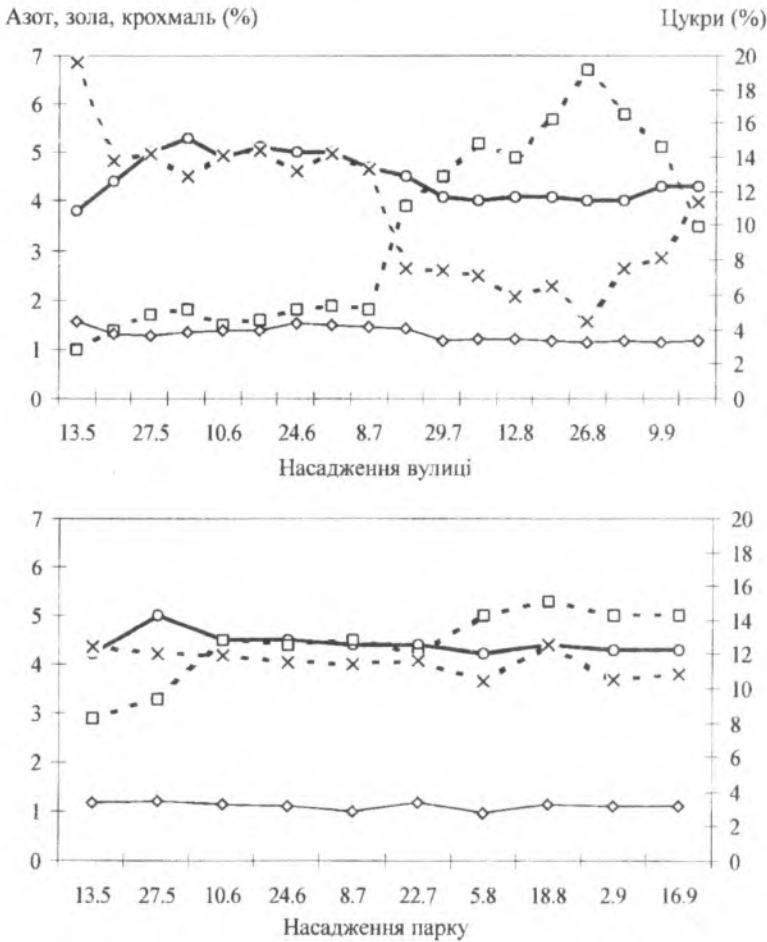


Рис. 1. Динаміка внутрішньолистякових макрометаболітів у бука лісового впродовж сезонної вегетації 1997 року залежно від місцезростання у м. Львові (у % на суху масу): —○— азот; —×— цукри; —□— зола; —◇— крохмаль.

За несприятливих умов (зокрема дисбалансу азоту й зольних елементів), який формується під тиском техногенного середовища, плодоношення й загальний ріст дерева, як дещо антагоністичні процеси, конкурують між собою. За дефіциту асимілянтів закладаються головно вегетативні, а не репродуктивні бруньки для наступного року. Внутрішньолистякові диспропорції основних елементів живлення в

умовах насаджень м. Львова виявлені у багатьох видів деревних рослин [3]. Зумовлений істотним перевищенням частки азоту і калію відносно фосфору, посиленням нагромадження золи (рис. 2, 3) в тканинах листків, значно послаблюється адаптивний потенціал дерев у малих скверах і насадженнях вулиць центру міста, що проявляється у сповільненні синтезу вуглеводів у порівнянні з парками [4].

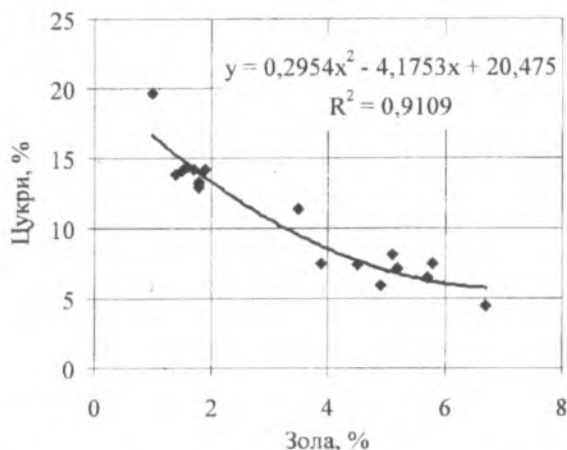


Рис. 2. Поліноміальна модель впливу рівня нагромадження золи на вміст цукрів у листках бука лісового в насадженнях вулиці (кореляція $r = -0,95$; показник апроксимації $R^2 = 0,90$).

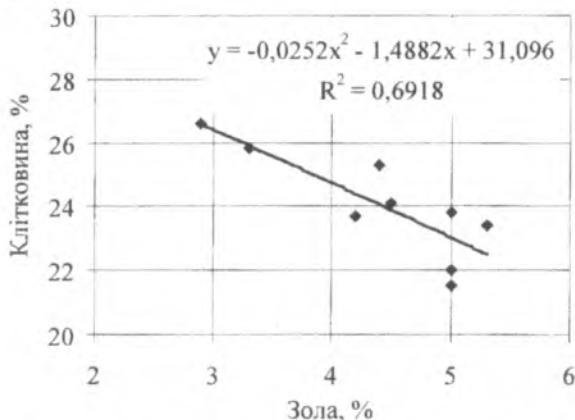


Рис. 3. Поліноміальна модель впливу рівня нагромадження золи на вміст клітковини у листках бука лісового в насадженнях вулиці (кореляція $r = -0,83$; показник апроксимації $R^2 = 0,69$).

Порівнюючи метаболічний стан листків різноманітних садових форм бука з контрольним варіантом (бук лісовий у сквері), слід зауважити наступне. У серпні добре проявляється розбалансування мінерального живлення у плакучої, розсіченолистої й рожево-облямованої форм, оскільки пропорція золи в листках

істотно зростає, а азоту зменшується (рис. 4). Це відразу позначається на утворенні цукрів, як і в бука насаджень вулиці в порівнянні зі сквером. У згаданих форм утворюються більш жиромістні листки, ніж у вихідного виду. Натомість пурпуроволиста форма має ознаки протидії, або індивідуальності, щодо техногенного тиску середовища за такими показниками, як високий рівень вмісту азоту та не підвищений – золи, насиченість цукрами, крохмалем, більшою целюлозомісткістю тканин і низьким рівнем ліпідів у сухій масі. Порівняння вихідної форми в умовах скверу і насаджень вулиці ще раз свідчить про реагування і стійкість бука лісового у край жорстких умовах місцезростання за досліджуваними показниками.

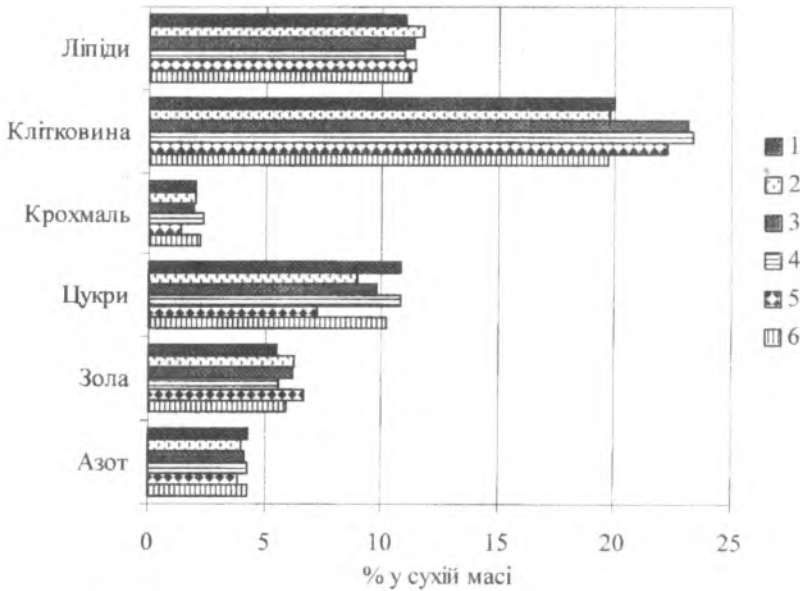


Рис. 4. Структурно-метаболический склад листків садових форм бука лісового в серпні (1993 р.) в насадженнях скверів: 1 – бук лісовий (контроль); 2 – бук лісовий ф. плакуча; 3 – бук лісовий ф. розсіченолиста; 4 – бук лісовий ф. пурпурова; 5 – бук лісовий ф. рожево-облямована; 6 – бук лісовий (вулиця).

Цілісну картину диференційованої метаболическої реакції садових форм бука лісового дають спектри всієї сухої маси листків (рис. 5). Пурпурова форма бука, яка на нашу думку є найстійкішою серед інших, крім інших позитивних показників містить найменшу кількість простих водорозчинних вуглеводів у листках, що свідчить про активний хід полімеризації органічних сполук, розбудову тканин чи відтік пластичних речовин у стовбур і корені. Найбільш вразливою виявилася рожево-облямована форма бука лісового, яка має найсильніше розбалансований вуглеводний обмін за співвідношенням цукрів, крохмалю й целюлози та найбільше містить неасимільованих первинних вуглеводів – БЕР. Додатково слід зауважити, що пурпуроволиста садова форма бука лісового в насадженнях м. Львова й інших міст України є вельми поширеною, інші досліджувані породи – велика рідкість.

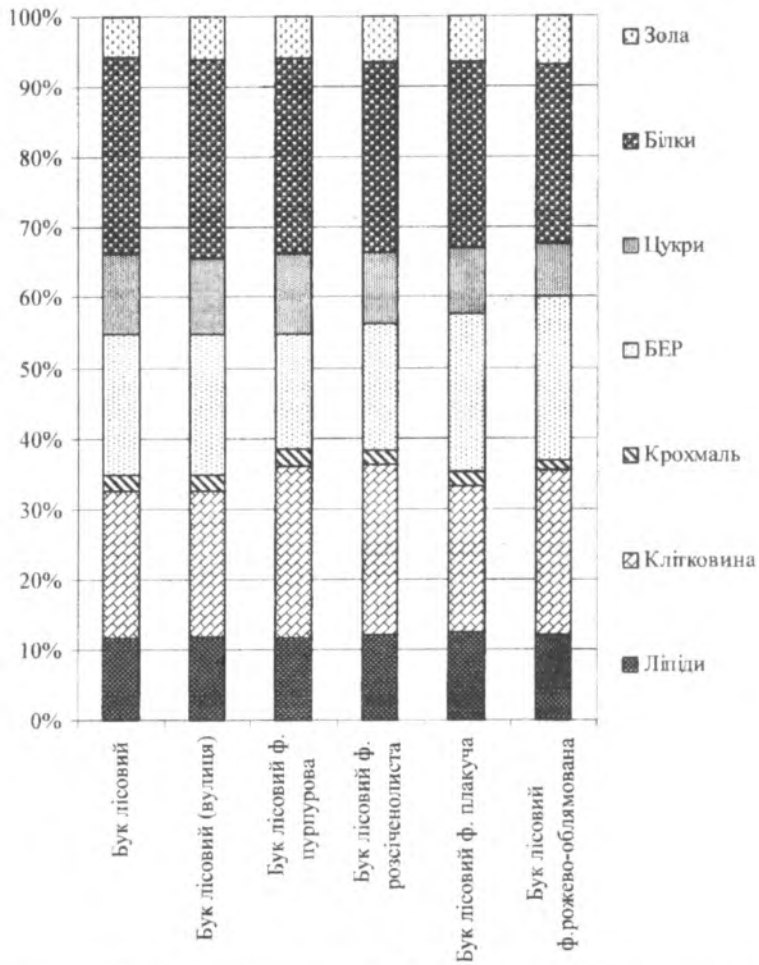


Рис. 5. Структурно-метаболічні спектри складу абсолютно сухої маси листків садових форм бука лісового в серпні 1993 року, %.

Отже деревні рослини у сформованому віці успішніше протистоять несприятливим факторам завдяки більш складній морфологічній конструкції (формі) і гнучкій організації метаболізму великого обсягу пластичних речовин (функції), що забезпечує йому значну буферність щодо уникнення спорадичних зовнішніх впливів. Натомість трав'яні рослини протиставляють негативному впливові середовища велику чисельність особин (чи то у стадії насінини, чи в дорослій стадії) і, на відміну від деревних, масову кількість варіантів індивідуального пристосування, в т. ч. генетичного [23] (поліплоїдія, апоміксис [20]). Така експансія чисельності впродовж лише річного циклу розвитку ("концентрований удар" [13]) надає трав'яним рослинам переваги в освоєнні порушених ландшафтів, урбанізованих територій, токсичних гірничих відвалів тощо [20, 23, 8].

Узагальнюючи наведене вище вважаємо, що стратегія адаптації рослин до умов життя полягає у спроможності будь-якою ціною синтезувати резерв пластичних

метаболітів, щоб дати максимально можливу кількість життєздатного насіння й потомства. Однак шлях досягнення цієї мети у деревних рослин має певну специфіку.

Висновки

Узагальнюючи аналіз наукових джерел та результатів наших досліджень робимо висновок, що генетична програма організму реалізується у формі послідовного синтезу в онтогенезі особини щоразу нових біоактивних молекул, зокрема, і диференційовано – для клітин певних тканин. Однак, практично нічого не відомо яким чином цей процес зв'язаний з адаптивним морфогенезом. Хоча доведеною є залежність, коли хімічний склад організму (органа) на кожному етапі онтогенезу (морфогенезу) є строго відповідним до цього етапу, причинного пояснення такому зв'язку досі немає [7]. Тому, не заглиблюючись у генетико-еволюційні аспекти, вважаємо перспективним досліджувати й оцінювати стан організму за хімічним статусом його найважливіших органів, наприклад, листків як показником певного адаптивного стану особини на конкретному етапі онтогенезу в його навколишньому середовищі.

На нашу думку, загальні показники адаптації таких великих відкритих систем, якими є дерева, слід шукати не в конкретних метаболічних реакціях чи за вмістом спеціальних органічних сполук у клітинах, а в накопиченні фондів більш універсальних складників біосинтезу багатьох сполук [2, 6], наприклад: гексоз у місцях синтезу цукрози, вільних амінокислот для синтезу протеїнів тощо. У ході адаптації також важливою є акумуляція в клітинах білків, крохмалю та інших метаболітів [6]. Водночас підсумовуємо, що такі макрометаболічні ознаки фізіолого-біохімічних реакцій рослин на стан навколишнього природного середовища, як мінеральний, азотний і вуглеводний потоки пластичних речовин не отримали належної оцінки в науковій літературі, хоча їх тісна залежність від екзо- і ендогенних чинників не потребує додаткових аргументів.

1. Берг Л.С. Труды по теории эволюции. – Л: Наука, 1977. – С. 82-94.
2. Вальтер Г. Растительность земного шара: эколого-физиологическая характеристика. Т. III. – М.: Прогресс, 1975. – С. 65-94.
3. Гнатів П.С., Артемовська Д.В. Асиміляція елементів живлення фотосинтетичним апаратом дерев у різних екологічних умовах // Наук. вісн. – УкрДЛТУ. – Львів, 1998. – Вип. 9.1, 1998. – С. 19-24.
4. Гнатів П.С., Артемовська Д.В. Вуглеводний метаболізм листків у зв'язку з мінеральним живленням дерев у деградованому довкіллі // Наук. вісн. – УкрДЛТУ. – Львів, 2000. – Вип. 10.3. – С.192-200.
5. Голубець М.А. Екосистемологія. – Львів: Поллі, 2000. – 316 с.
6. Гродзинский Д.М. Надёжность растительных систем. – Київ: Наук. думка, 1983. – 368 с.
7. Корочкин Л.И. Проблемы эволюции и книга А. Лима-де-Фариа (Предисловие редактора перевода) / А. Лима-де-Фариа. Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции: Пер. с англ. – М.: Мир, 1991. – С.378-408.
8. Коршиков И.И., Терлыга Н.С., Бычков С.А. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской). – Донецк: ООО "Лебедь", 2002. – 328 с.
9. Кремер П.Д., Козловський Т.Т. Физиология древесных растений. – М.: Лесн. пром., 1983. – 461 с.

10. Кучерявый В.А. Урбоэкологические основы фитомелиорации. Ч. I, II. – М.: НПО "Информ", 1991. – 289 с.
11. Лархер В. Экология растений. – М.: Мир, 1978. – 384 с.
12. Малиновский К.А. Роль экологии в решении социозэкологических проблем // Вопросы социозэкологии / Материалы первой всесоюзн. конф. "Проблемы социальной экологии". – Львов, 1987. – С. 55-64.
13. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – С. 52-84.
14. Плішко А.А., Майстренко М.І. Охорона сільськогосподарських угідь від забруднення. – Київ: Урожай, 1985. – С. 91-100.
15. Починок Х.М. Методы биохимического анализа растений. – Київ: Наук. думка, 1976. – С. 5-77.
16. Разумов В.А. Справочник лаборанта-химика по анализу кормов. – М.: Россельхозиздат, 1986. – С. 94- 244.
17. Харборн Дж. Введение в экологическую биохимию. – М.: Мир, 1985. – 311 с.
18. Царик Й.В. Інсуляризація популяцій рослин та деякі її наслідки // Наук. вісн. УкрДЛГУ. – Львів, 1999. – Вип. 9.9. – С. 206-212.
19. Чернобай Ю.М. Трансформація рослинного детриту в природних екосистемах. – Львів; Вид-во ДПМ НАН України, 2000. – 352 с.
20. Bachmann K. Introduction // Proceedings of the VIIth Intern. IOPB Symp. "Plant Evolution in Man-made Habitats" – Amsterdam: Hugo de Vries Lab., 1999. – P. 7-9.
21. Chadwick D.J., Marsh J. Bioactive Compounds from Plants. – New York: John Wiley and Sons, 1990. – P. 255-279.
22. Constantinidou H.A. Kozłowski T.T. Effects of sulphur dioxide and ozone on *Ulmus americana* seedlings, II: Carbohydrates, proteins, and lipids // Can. J. Bot – 1979. – 57, № 1 – P. 176-184.
23. Ernst W.H. O. Evolution of plants on soils anthropogenically contaminated by heavy metals // Proceedings of the VIIth Intern. IOPB Symp. "Plant Evolution in Man-made Habitats" – Amsterdam: Hugo de Vries Lab., 1999. – P. 13-27.
24. Haldane J.B. S. Data needed for a blueprint of the first organism / The origins of prebiological systems. – New York: Academic Press, 1965. – P. 11-18.
25. Lewontin R.C. Adaptation // The Fossil Record and Evolution, Scientific American Library. – New York: W. H. Freeman, 1982. – P. 17-27.
26. Lima-de-Faria A. Evolution without Selection: Form and Function by Avtoevolution. – Amsterdam-New York-Oxford: Elsevier, 1988. – P. 316-328.
27. Murphy A., Taiz I. Comparison of metallothionein gene expression and protein thiols in copper tolerance in ten *Arabidopsis* ecotypes. Correlation with copper tolerance // Plant Physiol. – 1995. – 109. – P. 945-954.
28. Nomura M. Assembly of bacterial ribosomes // Science. – 1973. – 179. – P. 864-873.
29. Reidl R. Order in Living Organism: Transl. by R. P. S. Jefferies. – Nev York: Jhon Wiley and Sons, 1978. – 313 p.
30. Schat H., Sharma S.S., Vooijs R. Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal-tolerant and a nontolerant ecotype of *Silene vulgaris* // Physiol. Plant. – 1997. – 101. – P. 477-482.
31. Schnapf J.L., Baylor D.A. How Photoreceptor Cells Respond to Light // Sci. Amer. – 1987. – 256(4). – P. 40-47.
32. Smith S.E., MacNair M-R. Hypostatic modifiers cause variation in degree of copper tolerance in *Mimulus guttatus* // New Phytol. – 1998. – 119. – P. 383-388.
33. Trapping sunlight and building nutrients // Biology! Bringing science to life / J. H. Postlethwait, J. L. Hopson, R. C. Veres. – New York – Toronto: McGraw-Hill, Inc., 1991. – P. 104-115.
34. Whyte L. L. Internal Factor in Evolution. – London: Tavistock, 1965. – P. 1-81.