

УДК 582.475-145:504.5:676(470.13-25)

СТРУКТУРНО–ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХВОИ СОСНЫ В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ¹

© 2020 г. В. В. Тужилкина^a, *, С. Н. Плюснина^a

^aИнститут биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар, 167982 Россия

*E-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 26.10.2018 г.

После доработки 15.11.2019 г.

Принята к публикации 06.06.2020 г.

Исследовано влияние аэротехногенных выбросов целлюлозно-бумажного производства АО “Монди Сыктывкарский ЛПК” на состояние хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в сосняках лишайниковых. Проведен сравнительный анализ структурно-физиологических показателей фотосинтетического аппарата сосны в фоновом районе и на загрязненной территории в зависимости от техногенной нагрузки в 1995 и 2015 гг. Показано, что сильные воздействия промышленных выбросов приводят к уменьшению накопления крахмала в хлоропластах и подавлению синтеза хлорофиллов и каротиноидов в хвое сосны. При ослаблении техногенной нагрузки загрязнение воздуха сернистыми и азотистыми соединениями не оказывает отрицательного влияния на ультраструктурную организацию клеток мезофилла, пигментный комплекс и фотосинтетическую способность хвои.

Ключевые слова: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), хвоя, целлюлозно-бумажное производство, мониторинг, аэротехногенное загрязнение, структура, пигменты, CO₂-газообмен.

DOI: 10.31857/S0024114820060091

Известно, что аэротехногенное загрязнение окружающей среды является значимым фактором, влияющим на функционирование лесных экосистем на территории Европы. Целлюлозно-бумажное производство — одна из наиболее загрязняющих природную среду отраслей промышленности. Предприятия этого профиля при производительности 2000 т целлюлозы в сутки ежегодно выбрасывают в атмосферу около 40000 т SO₂ (Сергейчик, 1984). В состав атмосферных выбросов комбинатов целлюлозно-бумажного производства входят различные серо- и азотсодержащие соединения, в т.ч. оксиды серы, метилмеркаптан, сероводород, диметилсульфид, оксиды азота и др. (Личутина и др., 2011).

Изучение влияния техногенного загрязнения на хвойные фитоценозы было проведено как за рубежом (Soikkeli, 1981; Huttunen, Laine, 1983), так и во многих промышленных регионах России: в Прибайкалье (Рунова, 1999), Архангельской области (Тарханов и др., 2004), Карелии (Дьяконов, 1996) и Республике Коми (Тужилкина и др., 1998; Торлопова, Робакидзе, 2003).

Мониторинговые исследования, охватывающие значительный временной промежуток деятельности промышленных предприятий, позволяют проследить процессы адаптации живых компонентов экосистемы к действию поллютантов. Связанное со снижением выбросов уменьшение токсической нагрузки на сообщества предоставляет возможность изучать процессы их естественного восстановления (Воробейчик и др., 2014), которые до настоящего времени недостаточно изучены. В отечественной литературе в основном представлены результаты мониторинговых исследований в зоне действия металлургических предприятий (Ярмишко и др., 2011, 2017; Сухарева, Лукина, 2014; Михайлова, 2017).

На севере России вокруг одного из крупнейших в Европе целлюлозно-бумажного предприятия АО “Монди Сыктывкарский лесопромышленный комплекс” (СЛПК) мониторинг лесов непрерывно проводится с 1994 г. (Торлопова, Робакидзе, 2003; Робакидзе, Торлопова, 2018; Тужилкина, Плюснина, 2014). СЛПК, наряду с Архангельским целлюлозно-бумажным комбинатом и Институтом экологических проблем Севера УрО РАН, одним из первых в Российской Федерации начал проводить анализ природоохранной деятельности по системе технологического нор-

¹ Работа выполнена в рамках Государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН от 10.12.2017 г., номер гос. регистрации АААА-А17-117122090014-8.

Таблица 1. Характеристика древостоев экспериментальных и фонового участков

Расстояние от СЛПК, км	Состав древостоя	Возраст, лет	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Бонитет
7.3	10С	107–127	20	17	IV
11.0	10С	77–127	20	19	IV
56.0	10С	70–125	30	18	IV

Примечание. Составлено по (Торлопова, Робакидзе, 2003), с уточнениями. В формуле древостоя: С – сосна.

мирования. Это требовало перехода производства на передовые технологии, гарантирующие минимальное воздействие на экосистемы (Личутина, 2011). За период наблюдений объем газообразных выбросов сократился в 2–3 раза.

Сохранение жизнеспособности органов и растения в целом обеспечивается многообразными адаптационными механизмами, существующими на всех уровнях организации биологических систем. Независимо от того, какую устойчивость к повреждающему действию газообразных веществ проявляет растение – регенерационную, популяционную, габитуальную, физиолого-биохимическую – в конечном итоге о ней судят по состоянию основного ассимиляционного органа – листа (Кулагин, 1985; Гетко, 1989). Поэтому при проведении биомониторинга особое внимание следует уделять ассимиляционному аппарату древесных растений (Барахтенкова, 1987).

Установлено, что повреждение в первую очередь проявляется на физиолого-биохимическом уровне, затем распространяется на ультраструктурный и клеточный, и лишь после этого развиваются видимые признаки повреждения – хлорозы и некрозы тканей листа, опадение листьев, торможение роста (Мальхотра, Хан, 1988). В связи с этим необходимы исследования структуры и функции ассимиляционных органов, наиболее чувствительных к экологическим изменениям среды (Кулагин, 1985; Гетко, 1989; Kukkola et al., 1997). Хвойные растения вследствие многолетнего существования фотосинтезирующих органов более подвержены негативному воздействию воздушных поллютантов, чем лиственные породы. При этом сосна лидирует в ряду хвойных пород по чувствительности к загрязнению (Антипов, 1979) и значительно повреждается в лишайниковых типах леса (Торлопова, Робакидзе, 2003).

Цель данной работы – сравнительная оценка структурно-функциональной организации хвои сосны в условиях аэротехногенного загрязнения выбросами целлюлозно-бумажного производства в 1995 и 2015 г.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в 1995 и 2015 г. в сосновых фитоценозах лишайникового типа в под-

зоне средней тайги на пробных площадях, заложенных для проведения локального мониторинга состояния лесов в зоне аэротехногенного воздействия СЛПК. Предприятие производит сульфатную целлюлозу и беленую химико-термомеханическую массу с полной переработкой на бумагу и картон (Личутина, 2011). В 90-ые годы прошлого столетия основными выбросами предприятия являлись оксиды азота ($2300–3100 \text{ т} \cdot \text{год}^{-1}$) и углерода ($17520–23150 \text{ т} \cdot \text{год}^{-1}$), сернистый ангидрид ($379.0–765.6 \text{ т} \cdot \text{год}^{-1}$), неорганическая пыль ($1700–2400 \text{ т} \cdot \text{год}^{-1}$). Примеси в виде хлора и двуокиси хлора составляли в сумме $3.7 \text{ т} \cdot \text{год}^{-1}$. В этот период СЛПК выбрасывал в атмосферу $24983–30708 \text{ т} \cdot \text{год}^{-1}$ пылевых и газообразных веществ (Государственный ..., 1997). За последние годы отмечена тенденция снижения фоновых концентраций сернистого ангидрида и сероводорода на территории г. Сыктывкар в связи с модернизацией очистных сооружений на СЛПК. В 2006 г. на предприятии внедрена система бесхлорной отбелики целлюлозы. В настоящее время суммарное количество выбросов колеблется от 10 до 17 тыс. $\text{т} \cdot \text{год}^{-1}$, что в 2–3 раза ниже, чем в 1994–1996 гг. (Государственный ..., 2016).

Экспериментальные участки располагались на расстоянии 7.3 и 11 км от СЛПК по вектору господствующих ветров летом (в северном и восточном направлениях) в лишайниковых типах леса. Фоновый участок находился в 56 км к северу от производства на Ляльском лесоэкологическом стационаре Института биологии Коми НЦ УрО РАН (табл. 1).

Для анатомо-физиологических исследований отбирали образцы сформированной однолетней хвои с 5–10 80–90-летних деревьев сосны с опытных и фонового участков. Побеги срезали с середины кроны с южной стороны дерева. Сбор образцов проводили в июле. Анатомическую структуру изучали на временных препаратах поперечных срезов из средней трети хвои под микроскопом Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия).

Электронно-микроскопические исследования. Фрагменты из центральной части хвои фиксировали в течение 4.5 ч в 2.5%-ом глутаральдегиде, приготовленном на фосфатном буфере с pH 7.4. Постфиксацию проводили в 1%-ом водном рас-

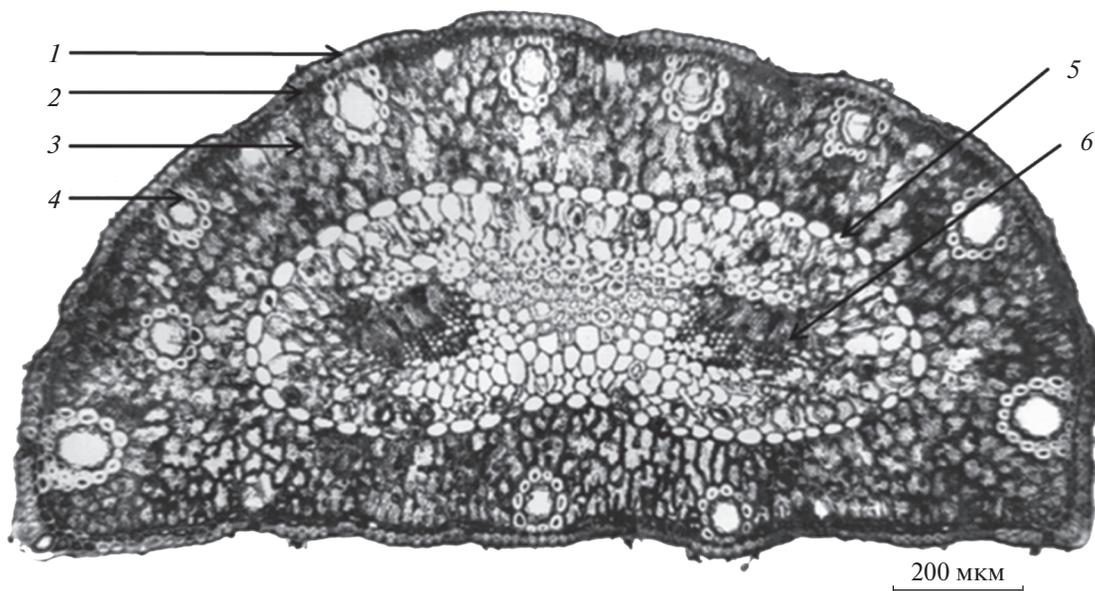


Рис. 1. Поперечный срез хвои сосны обыкновенной. 1 – эпидерма, 2 – гиподерма, 3 – мезофилл, 4 – смоляной ход, 5 – эндодерма, 6 – проводящий пучок.

творе осмиевой кислоты в течение 4 ч. После дегидратации в сериях растворов этилового спирта и ацетона образцы заключали в смолу Эпон-812 (FLUKA). Ультратонкие срезы были получены на ультрамикротоме PowerTome PC (Boeckeler Instruments, США). Наблюдения и съемку микропрепаратов проводили на электронном микроскопе Tesla BS 500 (Tesla, Чехословакия). Количественные характеристики клеток мезофилла и клеточных органелл получали по методике (Скупченко, 1990) в 20–60-кратной повторности.

Физиологические исследования. Для количественного и качественного анализа пигментов образцы хвои отбирали в пяти-шести биологических и четырех-пятикратной аналитических повторностях. Содержание пластидных пигментов определяли на спектрофотометре UV-1800 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке (Шлык, 1971). Фотосинтетическую способность оценивали по поглощению CO_2 , измеренному инфракрасным газоанализатором Li COR-6400 (Li COR, США) при насыщающей освещенности, температуре 20°C и влажности 70%. Темновое дыхание измеряли по выделению CO_2 инфракрасным газоанализатором при 20°C , влажности 70%. Измерения фотосинтетической активности и дыхательной способности хвои проводили в контролируемой камере 6400-22L (Li COR, США).

Статистический анализ экспериментальных данных. Данные обрабатывали методами вариационной статистики с использованием Microsoft Office Excel 2007 и Statistica. Значимость отличий

исследуемых показателей от контроля проверяли с помощью критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология и анатомия хвои. Форма поперечного сечения хвои сосны близка к полукругу или полуовалу. Его площадь зависит от размеров и числа гистологических элементов. Значительный объем (55–65%) занимает основная фотосинтезирующая ткань – складчатый мезофилл, клетки которого располагаются двумя-тремя рядами вокруг центрального цилиндра (рис. 1). Среди них формируются 8–12 смоляных ходов. Эндодерма, разграничивающая фотосинтезирующую и проводящие ткани, хорошо выражена. Парциальный объем центрального цилиндра, включающего паренхиму, в т.ч. трансфузионную, межпучковую склеренхиму и два проводящих пучка, составляет до 30%.

В сосняках лишайниковых в условиях многолетнего аэротехногенного пресса показаны изменения морфологических параметров хвои сосны. В период, когда объем выбросов СЛПК составлял около 30 тыс. т в год, длина однолетней хвои на загрязненной территории не отличалась от контроля, а площадь ее поперечного сечения была на 23% меньше, чем на фоновом участке (Ладанова, Плюсина, 1998; Тужилкина и др., 1998). После значительного сокращения объемов выбросов хвоя в зоне действия СЛПК была в 1.3–1.5 раза короче, а площадь ее поперечного сечения на 40% меньше, чем на фоновом участке (табл. 2). На про-

Таблица 2. Морфологическая характеристика хвои сосны на разном расстоянии от источника загрязнения (2015 г.)

Показатель	Расстояние от источника эмиссии, км		
	7.3	11	56
Длина хвои, мм	35.1 ± 1.5***	39.4 ± 3.0***	53.2 ± 1.6
Площадь сечения хвои, мм ²	0.73 ± 0.09**	0.71 ± 0.03***	1.17 ± 0.11
Число смоляных ходов	8.8 ± 0.6	7.6 ± 1.0*	10.0 ± 1.2
Диаметр смоляных ходов, мкм	106.6 ± 7.5*	106.0 ± 4.7**	129.3 ± 9.5
Парциальный объем смоляных ходов в хвое, %	10.7	9.5	11.1

Различия с контролем статистически значимы при: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

тяжении всего периода наблюдений радиальные диаметры клеток тканей (эпидерма, гиподерма, мезофилл) достоверно не отличались на участках с разной степенью загрязнения. В ранних работах (Ладанова, Плюснина, 1998; Тужилкина и др., 1998) также было показано отсутствие значительных отклонений от контроля в парциальных объемах тканей на поперечном срезе однолетней хвои в сосняках лишайниковых около СЛПК. Изучение образцов 2015 г. показало, что изменение площади поперечного сечения происходит за счет уменьшения числа структурных элементов в листовых органах. Так, например, в хвое с контрольного участка в этот период между гиподермой и эндодермой чаще формировалось три ряда клеток мезофилла, а на загрязненных участках — два. Согласно полученным данным в хвое на загрязненной территории также уменьшалось число и диаметр смоляных ходов по сравнению с контролем (табл. 2), что ранее было отмечено также для ели, произрастающей вблизи лесопромышленного комплекса (Тужилкина, Плюснина, 2014). Эфирные масла, которые являются основными компонентами смолы и синтезируются в эпителиальных (терпеноидогенных) клетках смоляных ходов хвойных растений, выполняют защитные функции: они токсичны для большинства травоядных и насекомых-вредителей (Хелдт, 2011) и обладают, в т.ч. антифунгальной активностью (Cavaleiro et al., 2006). Сокращение смолоносной зоны в хвое потенциально может снижать ее сохранность и устойчивость к патогенным микроорганизмам.

Известно, что морфологические показатели листовых органов зависят от многих природных факторов (Николаевский, 1979). В естественных условиях микрофиллия является характерной реакцией растений на ухудшение условий окружающей среды. Чаще всего это происходит при уменьшении доступной влаги и/или тепла (Горышина, 1989). В условиях разного режима аэротехногенного загрязнения на Кольском полуострове было показано отсутствие корреляции длины, ширины и толщины хвои сосны с уровнем загряз-

нения местообитания (Ярмишко, Лянгузова, 2013). Таким образом, уменьшение размерных параметров листа как в естественных, так и в антропогенных условиях часто является ответной реакцией растения на изменение экологических факторов и не всегда служит свидетельством его угнетения. Если при аэротехногенном загрязнении степень повреждения хвои (хлорозы, некрозы), ее сохранность близки к контрольным показателям, это может быть следствием оптимизации структуры фотосинтетического органа в данных конкретных условиях. В работе (Робакидзе и др., 2017) показано, что в сосняках лишайниковых в зоне действия СЛПК после снижения объемов выбросов наблюдается увеличение доли деревьев без потерь хвои, сокращение доли сосен с высокой степенью пожелтения кроны и процента поврежденных деревьев в древостоях в целом. Там же отмечено, что накопление серы в хвое и других элементов, содержащихся в выбросах, не отличается от контроля, а запас стволовой древесины древостоев увеличивается.

Изучение ультраструктурных и биохимических показателей позволяет более точно определить состояние ассимиляционного аппарата в условиях аэротехногенного загрязнения, когда видимые повреждения отсутствуют.

Ультраструктура клеток мезофилла. В период с высокими объемами выбросов, включающих хлорсодержащие компоненты, в зоне загрязнения клетки мезофилла характеризовались повышенной осмиофильностью, а хлоропласты — низким содержанием крахмала и высокой электронной плотностью стромы, что не позволяло детально рассмотреть тилакоидную систему (Тужилкина и др., 1998). В настоящее время в клетках мезофилла на загрязненных участках выявляются схожая с контролем осмиофильность и электронная плотность структур, мембраны оргanelл хорошо определяются (рис. 2). Показано снижение в 1.4 раза числа гран на срезе хлоропласта (табл. 3) по сравнению с фоновой территорией. Их недостаток компенсируется повышением до 1.5 раз числа пластид на срезе клетки. В итоге

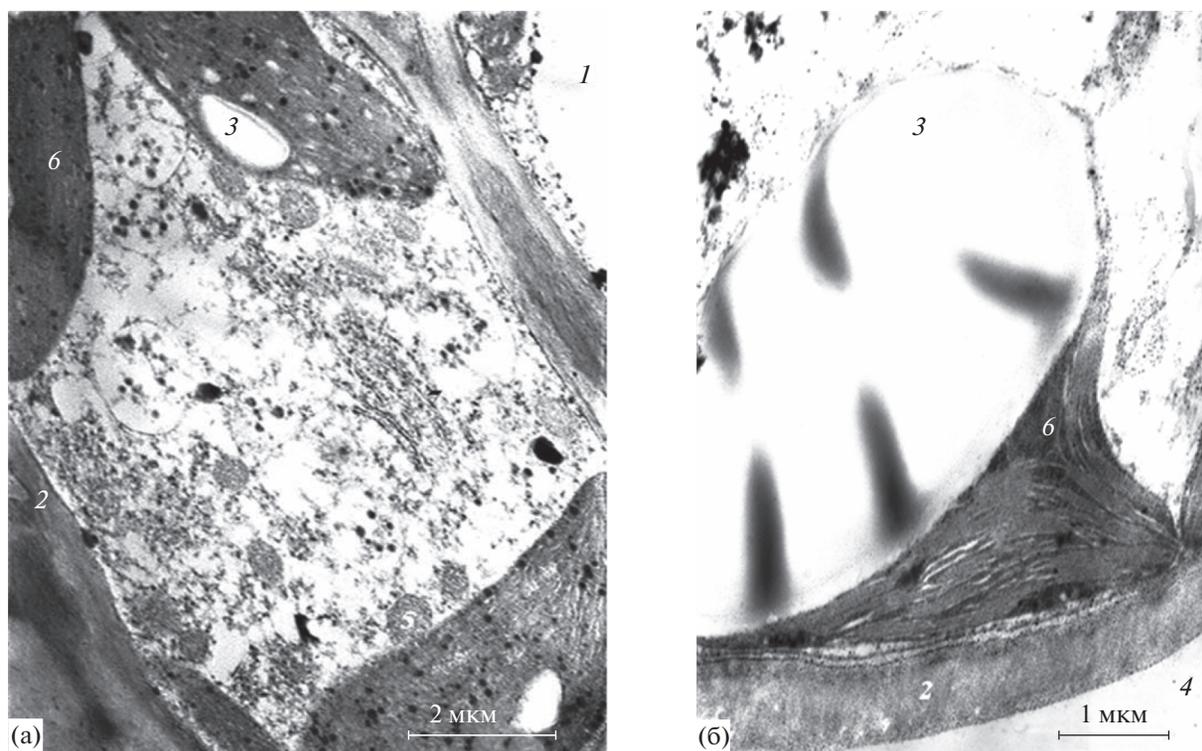


Рис. 2. Фрагменты клеток мезофилла (тангентальный срез) хвои сосны на расстоянии 56 км (а) и 7.3 км (б) от источника эмиссии в 2015 г. 1 – вакуоль, 2 – клеточная оболочка, 3 – крахмал, 4 – межклетник, 5 – митохондрия, 6 – хлоропласт.

на загрязненной территории суммарное число фотосинтетических мембран на срезе клетки мезофилла было несколько выше, чем на фоновой. Содержание крахмала в хлоропластах сильно варьировало, особенно в контроле, где его было значительно меньше, чем на загрязненных участках. Крахмал – одно из запасных веществ растений, образуется в хлоропластах при полимеризации глюкозы (Хелдт, 2011). Запасные углеводы откладываются также в клеточной стенке. Показано, что ее толщина в мезофилле хвои на загрязненных участках выше, чем в контроле (табл. 3). Другие запасные глобулы – крупные белковые и небольшие липидные – также присутствуют в цитоплазме клеток мезофилла. В клетках мезофилла установлено снижение числа митохондрий в условиях загрязнения.

Пигментный комплекс. Известно, что одним из биохимических показателей реакции растений на изменение факторов внешней среды является содержание хлорофиллов и каротиноидов – главных фоторецепторов ассимилирующей клетки. Нами ранее (Тужилкина и др., 1998; Тужилкина, 2009) было установлено влияние загрязнения среды промышленными выбросами СЛПК на пигментную систему сосны и ели. Реакция пигментного комплекса хвои на загрязнение воздуха неодинакова и зависит от техногенной нагрузки и

условий местопроизрастания. В 1995 г. в зоне значительного влияния, с максимальной техногенной нагрузкой в 20–100 раз превышающей фоновую, пигментный аппарат сосны проявлял повышенную чувствительность к токсикантам, выражающуюся в снижении синтеза фотосинтетических пигментов (рис. 3а). Следует отметить, что хвоя опытных деревьев в сосняке лишайниковом отличалась от контрольных не только по суммарному количеству зеленых и желтых пигментов, изменялось и соотношение зеленых пигментов. Так, изменения в пигментном комплексе под влиянием загрязнения происходили главным образом за счет снижения содержания хлорофилла *b*. Концентрация хлорофилла *a* в хвое экспериментальных деревьев уменьшилась на 25.7%, а хлорофилла *b* – на 34.7% по сравнению с контролем.

Исследования пластидного аппарата сосны, проведенные в 2015 г., показали, что в пигментном комплексе хвои произошли изменения по сравнению с 1995 г. При снижении техногенной нагрузки в хлоропластах сосны произошло усиление процессов образования пигментов в хвое. Концентрация хлорофиллов и каротиноидов повысилась в 1.2–1.3 раза по сравнению с контролем (рис. 3б). Согласно (Гетко, 1989) увеличение содержания хлорофиллов в условиях длительного техногенного пресса может быть связано с накоп-

Таблица 3. Характеристика клеток мезофилла однолетней хвой сосны на разном расстоянии от источника загрязнения (2015 г.)

Параметр	Расстояние от источника эмиссии, км		
	7.3	11	56
Число митохондрий на срез клетки	17.8 ± 3.6***	24.9 ± 7.3**	33.5 ± 8.7
Площадь среза митохондрии, мкм ²	0.34 ± 0.09	0.38 ± 0.07	0.35 ± 0.09
Число хлоропластов на срез клетки	14.2 ± 2.1***	15.6 ± 3.7***	10.7 ± 2.5
Площадь среза хлоропласта без крахмала, мкм ²	5.0 ± 1.2	7.4 ± 1.7	7.4 ± 1.6
Число гран на срез хлоропласта	33.3 ± 9.5***	34.1 ± 9.7***	47.7 ± 9.8
Число тилакоидов в гране	6.5 ± 1.8	5.3 ± 2.0	5.4 ± 1.1
Доля хлоропластов с крахмалом, %	90.9 ± 9.0***	81.0 ± 12.1***	58.7 ± 13.2
Парциальный объем крахмального зерна в хлоропласте, %	62.0 ± 8.2***	62.4 ± 19.4***	27.7 ± 15.1
Толщина клеточной оболочки, мкм	0.62 ± 0.05*	0.70 ± 0.08***	0.54 ± 0.14

Различия с контролем статистически значимы при: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Таблица 4. Физиолого-биохимические показатели однолетней хвой сосны на загрязненной и фоновой территории, июль 2015 г.

Показатель	Расстояние от источника эмиссии, км		
	7.3	11	56
Хлорофилл <i>a</i> , мг · г ⁻¹ сухой массы	1.83 ± 0.1**	1.57 ± 0.04*	1.36 ± 0.07
Хлорофилл <i>b</i> , мг · г ⁻¹ сухой массы	0.65 ± 0.03*	0.57 ± 0.04	0.49 ± 0.06
Хлорофилл <i>a</i> : Хлорофилл <i>b</i>	2.8 ± 0.2	2.8 ± 0.2	2.8 ± 0.2
Доля хлорофилла в светособирающем комплексе, %	58	59	58
Каротиноиды, мг · г ⁻¹ сухой массы	0.50 ± 0.05*	0.46 ± 0.03	0.41 ± 0.02
Отношение хлорофилл/каротиноиды	5.0 ± 0.2	4.7 ± 0.1	4.5 ± 0.1
Фотосинтез, мкмоль СО ₂ · м ⁻² · с ⁻¹	2.02 ± 0.30**	3.12 ± 0.16	3.76 ± 0.30
Темновое дыхание, мкмоль СО ₂ · м ⁻² · с ⁻¹	0.55 ± 0.05*	0.42 ± 0.04	0.39 ± 0.04
Ассимиляционное число, мг СО ₂ · мг хл. ⁻¹ · ч ⁻¹	1.63	2.74	3.76

Различия с контролем статистически значимы при: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

лением продуктов окисления углеводов — органических кислот цикла Кребса, продуктов гидролиза белков, необходимых для синтеза пигментов. При этом распределение хлорофилла по фотосинтетическим пулам у деревьев в зоне загрязнения, как показали наши исследования, достоверно не отличалось от контрольных. С приближением к источнику эмиссии отмечается низкая фотосинтетическая активность единицы хлорофилла (табл. 4), что, по-видимому, связано со снижением скорости обновления хлорофилла и числом молодых молекул (Гапоненко, 1971; Šestak, 1977). Это, в свою очередь, может оказать влияние на фотосинтетические процессы у деревьев и их устойчивость.

Углекислотный газообмен. Техногенное загрязнение атмосферы и почвы оказывает существен-

ное воздействие на процессы фотосинтеза и дыхания растений. Характер и степень влияния зависят от концентрации поллютанта (Oleksyn, 1984; Кайбияйнен и др., 1998). Измерения СО₂-газообмена хвой сосны показали, что интенсивность фотосинтеза хвой деревьев в сосняках лишайниковых, произрастающих на расстоянии 7.3 км от источника выбросов, почти в 2 раза ниже по сравнению со скоростью поглощения углекислоты хвоей из фонового района ($p < 0.05$). Ингибирование процесса фотосинтеза хвой у сосны в условиях техногенного загрязнения атмосферы ранее было отмечено другими исследователями (Кайбияйнен и др., 1995; Тарханов, Бирюков, 2014). Торможение фотосинтеза сопровождалось повышением скорости темнового дыхания. Скорость выделения углекислоты на загрязненной

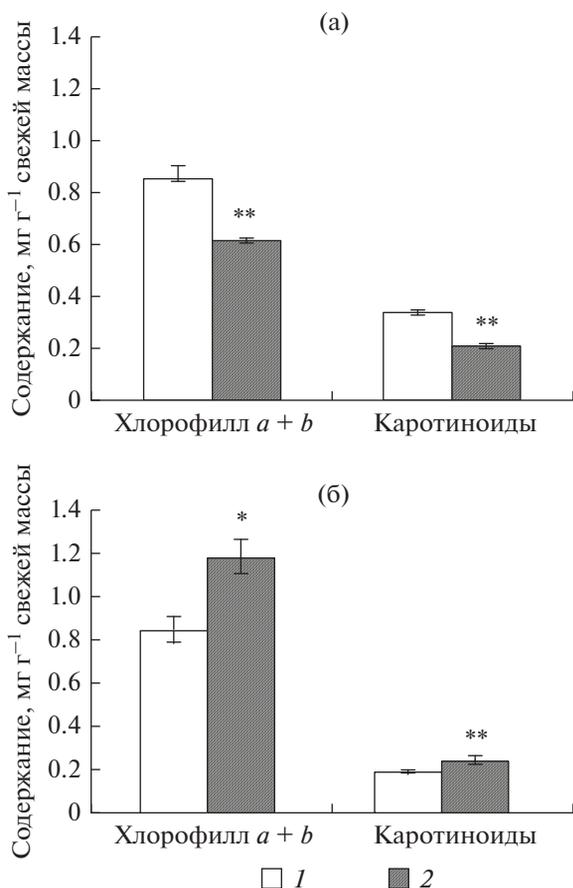


Рис. 3. Содержание пигментов в однолетней хвое сосны в лишайниковом типе леса в 1995 г. (а) и в 2015 г. (б). 1 – фоновый район; 2 – загрязненный (7.3 км от СЛПК). Различия с контролем статистически значимы при: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

территории (7.3 км от СЛПК) была в 1.4 раза выше по сравнению с интенсивностью дыхания хвои из контрольного района. Стимуляция процесса дыхания у ели в условиях промышленной зоны была отмечена нами ранее (Тужилкина, Плюснина, 2014). В промышленной зоне увеличение дыхания, как правило, наблюдается при низких концентрациях токсиканта, а при больших его дозах скорость дыхания падает (Кайбийнен и др., 1998).

С ослаблением техногенной нагрузки (11 км от СЛПК) прослеживается тенденция снижения скорости фотосинтеза. Однако эти различия недостоверны. Дыхательная способность хвои не отличается от фоновой, что свидетельствует о сохранении стабильного уровня выделения CO_2 сосны в условиях промышленного загрязнения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинг ассимиляционного аппарата сосны в лишайниковых сообществах на территории

Республики Коми позволил выявить неоднозначную реакцию структуры и функции хвои, содержания хлорофиллов и каротиноидов на воздействие аэротехногенных выбросов АО “Монди Сыктывкарский СЛПК” за 2 срока наблюдений (1995 и 2015 г.). В 1995 г. промышленные выбросы целлюлозно-бумажного производства в зоне значительного действия техногенной нагрузки оказывали отрицательное влияние на структуру хлорофилла и пигментную систему фотосинтетического аппарата сосны. Поллютанты способствовали ослаблению процессов накопления хлорофилла в пластидах, вызывали определенные изменения в пигментном комплексе, которые происходили главным образом за счет снижения содержания хлорофилла *b* (Тужилкина и др., 1998). Накопление крахмала в хлоропластах ассимилирующей паренхимы сокращалось. После снижения объемов выбросов была отмечена оптимизация структуры ассимилирующих органов, что сопровождалось уменьшением размеров хвои (длины и площади сечения) за счет сокращения числа структурных компонентов (числа рядов клеток мезофилла и смоляных ходов на поперечном срезе) и изменением численности органелл (увеличение числа хлоропластов и уменьшение числа митохондрий) в ассимиляционной паренхиме. Снижение затрат на формирование структурных компонентов хвои приводило к избыточному, по сравнению с контролем, накоплению запасных веществ в клетках мезофилла. В 2015 г., помимо увеличения числа хлоропластов, показано усиление процессов образования крахмала и пигментов в них, что отражает компенсаторный механизм адаптации хвои сосны в условиях промышленного загрязнения. Наши данные частично подтверждают гипотезу авторов (Мальхотра, Хан, 1988; Кравкина, 2001) о проявлении на структурно-биохимическом уровне адаптивных механизмов фотосинтетического аппарата в клетках хвои сосны, произрастающей в зоне загрязнения СЛПК. Установлено, что хлоропласты и их мембраны особенно чувствительны к действию загрязняющих веществ (Jäger, Klein, 1980; Кравкина, 1991) и могут служить в качестве биомаркеров оценки загрязнения окружающей среды (Vodka, 2017). Одной из важных структурных характеристик, определяющих интенсивность фотосинтеза, является тилакоидная система. В нашем исследовании действие поллютантов на число тилакоидов в грани не проявилось, в отличие от числа гран на срез хлоропласта, которое уменьшалось. Выбросы СЛПК вблизи источника эмиссии способствовали снижению фотосинтетической способности и увеличению интенсивности дыхания хвои, что в свою очередь обеспечивает энергетические потребности адаптации ее к поллютантам. С ослаблением техногенной нагрузки пигментная система, фотосин-

тетическая и дыхательная способности хвои не претерпевают изменений.

Таким образом, с 1995 по 2015 г. в сосняке лишайниковой зоны воздействия СЛПК у сосны обыкновенной при ослаблении загрязнения среды сернистыми и азотистыми соединениями выявлены структурно-биохимические перестройки в клетках мезофилла, направленные на стабилизацию процессов фотосинтеза и дыхания и способствующие устойчивости хвои к условиям загрязнения в районе действия целлюлозно-бумажного производства.

Авторы благодарят ведущих инженеров отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН С.Н. Кузина, С.П. Швецова и А.И. Патова за помощь в работе с электронным микроскопом и газоанализатором.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антипов В.Г.* Устойчивость древесных растений к промышленным газам. Минск: Наука и техника, 1979. 215 с.
- Баракхенова Л.А.* Влияние сернистого газа на фотосинтетический метаболизм у растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987. Вып. 2. С. 45.
- Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458.
- Гапоненко В.И.* Обновление хлорофилла в фотосинтезирующем аппарате как физиологический процесс // Проблемы биосинтеза хлорофилла. Минск: Наука и техника, 1971. С. 78–137.
- Гетко Н.В.* Растения в техногенной среде. Минск: Наука и техника, 1989. 208 с.
- Горышина Т.К.* Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1989. 204 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 1996 г. Сыктывкар, 1997. 148 с.
- Государственный доклад “О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2015 г.”. Сыктывкар, 2016. 173 с.
- Дьяконов В.В.* Состояние лесов охраняемых территорий Карелии в связи с атмосферным загрязнением // Проблемы антропогенной трансформации лесных биогеоценозов Карелии. Петрозаводск: КНЦ РАН, 1996. С. 6–17.
- Кайбияйнен Л.К., Софронова Г.И., Болондинский В.К.* Влияние токсичных поллютантов на дыхание хвои и побегов сосны обыкновенной // Экология. 1998. № 1. С. 23–27.
- Кайбияйнен Л.К., Хари П., Софронова Г.И., Болондинский В.К.* Влияние длительности воздействия токсичных поллютантов на состояние устьиц и фотосинтез хвои // Физиология растений. 1995. Т. 42. № 5. С. 751–757.
- Кравкина И.М.* Влияние атмосферных загрязнителей на структуру листа // Ботанический журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 3–9.
- Кравкина И.М.* Реакция пластидома и хондриома хлоренхимы листа на длительное аэротехногенное загрязнение // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 276–281.
- Кулагин Ю.З.* Индустриальная дендрэкология и прогнозирование // М.: Наука, 1985. 117 с.
- Ладанова Н.В., Плюснина С.Н.* Анатомо-морфологические изменения разновозрастной хвои сосны обыкновенной в зоне действия Сыктывкарского лесопромышленного комплекса // Лесной журн. 1998. № 1. С. 7–11.
- Личутина Т.Ф., Боголицын К.Г., Гусакова М.А.* Экологическая оценка деятельности предприятий целлюлозно-бумажной промышленности. Перспективные направления утилизации отходов // Российский химический журн. 2011. Т. LV. № 1. С. 101–107.
- Мальхотра С.С., Хан А.А.* Биохимическое и физиологическое действие приоритетных загрязняющих веществ // Загрязнение воздуха и жизнь растений / Под ред. Трешоу М.Л. М.: Гидрометиздат, 1988. С. 144–189.
- Михайлова И.Н.* Начальные этапы восстановления сообществ эпифитных лишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2017. № 4. С. 277–281.
- Николаевский В.С.* Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 278 с.
- Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В.* Мониторинг состояния ельников в условиях загрязнения целлюлозно-бумажного производства // Растительные ресурсы. 2018. Т. 54. № 1. С. 42–58.
- Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В., Бобкова К.С.* Состояние хвойных фитоценозов защитной зоны г. Сыктывкара // Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения: Матер. Всерос. науч.-практич. конф. Киров: Радуга-ПРЕСС, 2017. С. 179–181.
- Рунова Е.М.* Влияние техногенного загрязнения на состояние хвойных древостоев: Автореф. дисс. ...д-ра. с.-х. наук. Красноярск, 1999. 42 с.
- Сергейчик С.А.* Древесные растения и оптимизация промышленной среды. Минск: Наука и техника, 1984. 168 с.
- Скупченко В.Б.* Морфометрия на экране электронного микроскопа // Ботанический журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1463–1467.
- Сухарева Т.А., Лукина Н.В.* Минеральный состав ассимилирующих органов хвойных деревьев после снижения уровня атмосферного загрязнения на Кольском полуострове // Экология. 2014. № 2. С. 97.
- Тарханов С.Н., Бирюков С.Ю.* Морфоструктура и изменчивость биохимических признаков популяции сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях устья Северной Двины // Сибирский экологический журн. 2014. Т. 21. № 2. С. 319–327.
- Тарханов С.Н., Прожерина Н.А., Коновалов В.Н.* Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения: диагностика состояния. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 333 с.
- Торлопова Н.В., Робакидзе Е.А.* Влияние поллютантов на хвойные фитоценозы (на примере Сыктывкарского лесопромышленного комплекса). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 147 с.

- Тужилкина В.В. Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение // Экология. 2009. № 4. С. 243–248.
- Тужилкина В.В., Ладанова Н.В., Плюснина С.Н. Влияние техногенного загрязнения на фотосинтетический аппарат сосны // Экология. 1998. № 2. С. 89–93.
- Тужилкина В.В., Плюснина С.Н. Комплексная оценка состояния хвои *Picea obovata* (Pinaceae) в условиях аэротехногенного загрязнения // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. Вып. 4. С. 579–587.
- Хелдт Г.-В. Биохимия растений. М.: БИНОМ, 2011. 471 с.
- Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
- Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Баккал И.Ю. Экологический мониторинг лесных экосистем Кольского полуострова в условиях аэротехногенного загрязнения // Региональная экология. 2011. № 1–2(31). С. 21–29.
- Ярмишко В.Т., Лянгузова И.В. Многолетняя динамика параметров и состояния хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях аэротехногенного загрязнения на европейском Севере // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2013. № 203. С. 30–46.
- Ярмишко В.Т., Лянгузова И.В., Лянгузов А.Ю. Изменение годичного прироста стволов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) при снижении аэротехногенного загрязнения // Растительные ресурсы. 2017. Т. 53. № 4. С. 527–542.
- Cavaleiro C., Pinto E., Goncalves M.J., Salgueiro L. Antifungal activity of Juniperus essential oils against dermatophyte, Aspergillus and Candida strains // J. Applied Microbiology. 2006. V. 100. P. 1333–1338.
- Huttunen S., Laine K. Effects of air borne pollutants on the surface wax structure of *Pinus sylvestris* needles // Annales Botanici Fennici. 1983. V. 20. № 1. P. 79–86.
- Jäger H.-J., Klein H. Biochemical and physiological effects of SO₂ on plants // Angewandte Botanik. 1980. 54. P. 337–348.
- Kukkola E., Huttunen S., Bäck J., Rautio P. Scots pine needle injuries at subarctic industrial sites // Trees. 1997. V. 11. P. 378–387.
- Oleksyn J. Effect of SO₂, HF and NO₂ on net photosynthesis and dark respiration rates of Scots pine needles of various ages // Photosynthetica. 1984. V. 18. № 2. P. 259–262.
- Soikkeli S. Comparison of cytological injuries in conifer needles from several polluted industrial environments in Finland // Annales Botanici Fennici. 1981. V. 18. № 1. P. 47–61.
- Šestak Z. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. I. Chlorophylls // Photosynthetica. 1977. V. 11. № 4. P. 367–387.
- Vodka M.V. Chloroplasts ultrastructural changes as biomarkers of acid rain and heavy metals pollution // Biotechnology Acta. 2017. V. 10. № 3. P. 57–64.

Structural and Functional Alterations of Pine Needles under the Conditions of Airborne Technogenic Pollution

V. V. Tuzhilkina^{1,*} and S. N. Plyusnina¹

¹Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, 167982 Russia

*E-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru

A study was performed, assessing the impact of the airborne technogenic emissions of the pulp and paper plant “Mondi Syktyvkar JSC” on the needles of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in lichen pine forests. An analysis was performed, comparing the structural and physiological properties of the pines’ photosynthetic apparatus in a control area and on the polluted territory, depending on a technogenic stress rates in 1995 and 2015. It was shown that large quantities of the industrial pollutants lead to a decrease of accumulated starch quantities in chloroplasts and to an inhibition of chlorophyll and carotenoids synthesis in pine needles. Decreased technogenic pressure, on the other hand, leads to preservation of the ultrastructural organization of the mesophyll cells, of pigment complex and photosynthetic capabilities of needles from the effect of sulphureous and nitrogenous compounds.

Keywords: scots pine, coniferous needles, pulp and paper industry, monitoring, airborne technogenic pollution, structure, pigments, CO₂-exchange.

Acknowledgements: The research was carried out within the framework of the State Contract with the Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences of 10.12.2017, state registration number AAAA-A17-117122090014-8.

REFERENCES

- Antipov V.G., *Ustoichivos’ drevesnykh rastenii k promyshlennym gazam* (Resistance of woody plants to industrial gases), Minsk: Nauka i tekhnika, 1979, 215 p.
- Barakhtenova L.A., Vliyanie sernistogo gaza na fotosinteticheskii metabolizm u rastenii (Effect of sulfur dioxide on photosynthetic metabolism in plants), *Izv. AN SSSR. Ser. biol.*, 1987, Vol. 2, pp. 45.
- Cavaleiro C., Pinto E., Gonsalves M.J., Salgueiro L., Antifungal activity of Juniperus essential oils against dermatophyte, Aspergillus and Candida strains, *Journal of Applied Microbiology*, 2006, Vol. 100, pp. 1333–1338.

- D'yakonov V.V., Sostoyanie lesov okhranyaemykh territorii Karelii v svyazi s atmosferym zagryazneniem (The state of forests in protected areas of Karelia due to atmospheric pollution), In: *Problemy antropogennoi transformatsii lesnykh biogeotsenozov Karelii* (Challenges of anthropogenic transformation of forest biogeocenoses in Karelia), Petrozavodsk: KNTs RAN, 1996, pp. 6–17.
- Gaponenko V.I., Obnovlenie khlorofilla v fotosinteziruyushchem apparate kak fiziologicheskii protsess (Chlorophyll renewal in the photosynthesizing apparatus as a physiological process), In: *Problemy biosinteza khlorofilla*, Minsk: Nauka i tekhnika, 1971, pp. 78–137.
- Getko N.V., *Rasteniya v tekhnogennoi srede* (Plants in technogenic environment), Minsk: Nauka i tekhnika, 1989, 208 p.
- Goryshina T.K., *Fotosinteticheskii apparat rastenii i usloviya sredi* (Photosynthetic apparatus of plants and environmental conditions), Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 1989, 204 p.
- Gosudarstvennyi doklad "O sostoyanii okruzhayushchei sredi Respubliki Komi v 2015 godu"*, (State report "On the state of the environment of the Komi Republic in 2015"), Syktyvkar: 2016, 173 p.
- Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei prirodnoi sredi Respubliki Komi v 1996 godu*, (State report on environmental conditions in the Komi Republic in 1996), Syktyvkar: 1997, 148 p.
- Huttunen S., Laine K., Effects of air borne pollutants on the surface wax structure of *Pinus sylvestris* needles, *Annales Botanici Fennici*, 1983, Vol. 20, No. 1, pp. 79–86.
- Jäger H.-J., Klein H., Biochemical and physiological effects of SO₂ on plants, *Angewandte Botanik*, 1980, No. 54, pp. 337–348.
- Kaibiyainen L.K., Khari P., Sofronova G.I., Bolondinskii V.K., Vliyanie dlitel'nosti vozdeistviya toksichnykh pollyutantov na sostoyanie ust'its i fotosintez khvoi *Pinus sylvestris* L. (Damage to stomata and inhibition of photosynthesis by toxic pollutants in *Pinus sylvestris* needles as affected by the exposure time), *Fiziologiya rastenii*, 1995, Vol. 42, No. 5, pp. 871–877.
- Kaibiyainen L.K., Sofronova G.I., Bolondinskii V.K., Effect of toxic pollutants on the respiration of needles and shoots in Scots pine, *Russian Journal of Ecology*, 1998, Vol. 29, No. 1, pp. 20–23.
- Kheldt G.-V., *Biokhimiya rastenii* (Plant biochemistry), Moscow: BINOM, 2011, 471 p.
- Kravkina I.M., Reaktsiya plastidoma i khondrioma khlorenkhimy lista na dlitel'noe aerotekhnogennoe zagryaznenie (Reaction of plastidome and chondriome of leaf chlorenchyme to long-term airborne industrial pollution), *Fiziologiya rastenii*, 2001, Vol. 48, pp. 276–281.
- Kravkina I.M., Vliyanie atmosferykh zagryaznitelei na strukturu lista (The influence of atmospheric pollutions on the leaf structure), *Botanicheskii zhurnal*, 1991, Vol. 76, No. 1, pp. 3–9.
- Kukkola E., Huttunen S., Bäck J., Rautio P., Scots pine needle injuries at subarctic industrial sites, *Trees*, 1997, Vol. 11, pp. 378–387.
- Kulagin Y.Z., *Industrial'naya dendroekologiya i prognozirovanie* (Industrial dendroecology and forecasting), M.: Nauka, 1985, 117 p.
- Ladanova N.V., Plyusnina S.N., Anatomico-morfologicheskie izmeneniya raznovozrastnoi khvoi sosny obyknovЕННОI v zone deistviya Syktyvkerskogo lesopromyshlennogo kompleksa (Anatomical and morphological changes of Scots pine needles of different ages in the area of action of the Syktyvkar timber industry complex), *Lesnoi zhurnal*, 1998, No. 1, pp. 7–11.
- Lichutina T.F., Bogolitsyn K.G., Gusakova M.A., Ekologicheskaya otsenka deyatelnosti predpriyatii tsellyulozno-bumazhnoi promyshlennosti. Perspektivnye napravleniya utilizatsii otkhodov (Environmental assessment of the activities of enterprises of the pulp and paper industry. Promising directions of waste disposal), *Rossiiskii khimicheskii zhurnal*, 2011, Vol. LV, No. 1, pp. 101–107.
- Mal'khotra S.S., Khan A.A., Biokhimicheskoe i fiziologicheskoe deistvie prioritetnykh zagryaznyayushchikh veshchestv (Biochemical and physiological action of priority pollutants), In: *Zagryaznenie vozdukha i zhizn' rastenii* (Air pollution and plant life), M.: Gidrometizdat, 1988, pp. 144–189.
- Mikhailova I.N., Initial stages of recovery of epiphytic lichen communities after reduction of emissions from a copper smelter, *Russian J. Ecology*, 2017, Vol. 48, No. 4, pp. 335–339.
- Nikolaevskii V.S., *Biologicheskie osnovy gazoustoichivosti rastenii* (Biological bases of gas resistance of plants), Novosibirsk: Nauka, 1979, 278 p.
- Oleksyn J., Effect of SO₂, HF and NO₂ on net photosynthesis and dark respiration rates of Scots pine needles of various ages, *Photosynthetica*, 1984, Vol. 18, No. 2, pp. 259–262.
- Robakidze E.A., Torlopova N.V., Bobkova K.S., Sostoyanie khvoinykh fitotsenozov zashchitnoi zony g. Syktyvkara (The state of coniferous phytocenoses of the protective zone of Syktyvkar), *Sokhranenie lesnykh ekosistem: problemy i puti ikh resheniya* (Preservation of Forest Ecosystems: Challenges and Solutions), Proc. All-Russian Scientific and Practical Conference. Kirov: Raduga-PRESS, pp. 179–181.
- Robakidze E.A., Torlopova N.V., Monitoring sostoyaniya el'nikov v usloviyakh zagryazneniya tsellyulozno-bumazhnogo proizvodstva (Monitoring of the spruce forests status under pollution from pulp and paper mill emissions), *Rastitel'nye resursy*, 2018, Vol. 54, No. 1, pp. 42–58.
- Runova E.M., *Vliyanie tekhnogennoho zagryazneniya na sostoyanie khvoinykh drevostoev. Avtoref. diss. d-ra. s.-kh. nauk* (Influence of technogenic pollution on the state of coniferous stands. Extended abstract of Doctor's agric. sci. thesis), Krasnoyarsk: 1999, 42 p.
- Sergeichik S.A., *Drevesnye rasteniya i optimizatsiya promyshlennoi sredi* (Woody plants and industrial environment optimization), Minsk: Nauka i tekhnika, 1984, 168 p.
- Šestak Z., Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 1. Chlorophylls *Photosynthetica*, 1977, Vol. 11, No. 4, pp. 367–387.
- Shlyk A.A., Opredelenie khlorofillov i karotinoidov v ekstraktakh zelenykh list'ev (Measuring chlorophylls and carotinoides in extracts of green leaves), In: *Biokhimicheskie metody v fiziologii rastenii* (Biochemical methods in plant physiology), Moscow: Nauka, 1971, pp. 154–170.
- Skupchenko V.B., Morfometriya na ekrane elektronnoho mikroskopa (Morphometry on the electric microscope screen), *Botanicheskii zhurnal*, 1990, Vol. 75, No. 10, pp. 1463–1467.
- Soikkeli S., Comparison of cytological injuries in conifer needles from several polluted industrial environments in

- Finland, *Annales Botanici Fennici*, 1981, Vol. 18, No. 1, pp. 47–61.
- Sukhareva T.A., Lukina N.V., Mineral composition of assimilative organs of conifers after reduction of atmospheric pollution in the Kola Peninsula, *Russian J. Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 2, pp. 95–102.
- Tarkhanov S.N., Biryukov S.Y., Morfostruktura i izmenchivost' biokhimicheskikh priznakov populyatsii sosny (*Pinus sylvestris* L.) v stressovykh usloviyakh ust'ya Severnoi Dviny (Morphostructure and biochemical parameters of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in stressing environment of North Dvina Estuary region), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 21, No. 2, pp. 319–327.
- Tarkhanov S.N., Prozherina N.A., Konovalov V.N., *Lesnye ekosistemy basseina Severnoi Dviny v usloviyakh atmosfernogo zagryazneniya: diagnostika sostoyaniya* (Forest ecosystems of the Northern Dvina basin under conditions of atmospheric pollution: diagnostics of the state), Ekaterinburg: UrO RAN, 2004, 333 p.
- Torlopova N.V., Robakidze E.A., *Vliyaniye pollyutantov na khvoynye fitotsenozy (na primere Syktyvkar'skogo lesopromyshlennogo kompleksa)* (The influence of pollutants on coniferous phytocenoses (on the example of the Syktyvkar timber industry complex)), Ekaterinburg: UrO RAN, 2003, 147 p.
- Tuzhilkina V.V., Ladanova N.V., Plyusnina S.N., Vliyaniye tekhnogennogo zagryazneniya na fotosinteticheskii apparat sosny (Effect of industrial pollution on the photosynthetic apparatus of pine), *Ekologiya*, 1998, No. 2, pp. 89–93.
- Tuzhilkina V.V., Plyusnina S.N., Kompleksnaya otsenka sostoyaniya khvoi *Picea obovata* (*Pinaceae*) v usloviyakh aerotekhnogennogo zagryazneniya (Evaluation of *Picea obovata* (*Pinaceae*) needle condition under aerotechnogenic pollution), *Rastitel'nye resursy*, 2014, Vol. 50, No. 4, pp. 579–587.
- Tuzhilkina V.V., Response of the pigment system of conifers to long-term industrial air pollution, *Russian J. Ecology*, 2009, Vol. 40, No. 4, pp. 227–232.
- Vodka M.V., Chloroplasts ultrastructural changes as biomarkers of acid rain and heavy metals pollution, *Biotechnologia Acta*, 2017, Vol. 10, No. 3, pp. 57–64.
- Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E., Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions, *Russian J. Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 6, pp. 498–507.
- Yarmishko V.T., Gorshkov V.V., Lyanguzova I.V., Bakal I.Y., *Ekologicheskii monitoring lesnykh ekosistem Kol'skogo poluostrova v usloviyakh aerotekhnogennogo zagryazneniya* (Ecological monitoring of forest ecosystems of the Kola Peninsula under conditions of airborne industrial pollution), *Regional'naya ekologiya*, 2011, No. 1–2(31), pp. 21–29.
- Yarmishko V.T., Lyanguzova I.V., Lyanguzov A.Y., *Izmeneniye godichnogo prirosta stvolov Pinus sylvestris (Pinaceae) pri snizhenii aerotekhnogennogo zagryazneniya* (Changes in the annual increment of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) stems under reduction of air technogenic pollution), *Rastitel'nye resursy*, 2017, Vol. 53, No. 4, pp. 527–542.
- Yarmishko V.T., Lyanguzova I.V., *Mnogoletnyaya dinamika parametrov i sostoyaniya khvoi Pinus sylvestris L. v usloviyakh aerotekhnogennogo zagryazneniya na Evropeiskom Severe* (Long-term dynamics of indices and needle state of *Pinus sylvestris* L. in conditions of air industrial pollution on European North), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2013, No. 203, pp. 30–46.