

**ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ  
НА ПРОЦЕССЫ ГАЗООБМЕНА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ***В.К. Болондинский*

Институт леса КарНЦ РАН,  
Россия, 185910, Петрозаводск, Пушкинская д. 11; [bolond@krc.karelia.ru](mailto:bolond@krc.karelia.ru)

**Резюме.** Начиная с 90-х годов проводились исследования зависимости процессов газообмена сосны обыкновенной от факторов внешней среды в относительно чистых условиях южной Карелии и на Кольском полуострове к западу от Мончегорского комбината «Североникель». Пробные площади с разной степенью загрязнения находились на разном удалении от металлургического комбината. Основными загрязнителями являлись сернистый газ и тяжелые металлы.

Анализ параметров моделей световых кривых фотосинтеза показал, что они в большей мере зависели от состояния дерева, чем от удаленности от комбината. С ухудшением состояния дерева уменьшалась как величины фотосинтеза при максимальных значениях  $\PhiАР$ , так и константы насыщения световых кривых. Темновое дыхание хвои зависело от концентрации токсичных газов и длительности их влияния. С ухудшением состояния дерева и увеличением возраста хвои в зоне деградации наблюдали прогрессирующее снижение (до 60%) интенсивности дыхания. У хвои без внешних признаков поражения в 50 км от комбината наблюдалась активизация интенсивности темнового дыхания с увеличением возраста хвои.

Наряду с поражением ассимиляционного аппарата токсикантами, большую роль в снижении  $CO_2$ -газообмена играло нарушение водного режима, проявляющееся уже на ранних стадиях поражения деревьев. Поллютанты оказывали разрушающее воздействие на фотосинтетический аппарат хвои и деятельность устьиц. Ингибирующее влияние водного стресса существенно проявилось в суточной динамике фотосинтеза и транспирации. Наличие водного дефицита приводило к сильному дневному угнетению процессов, к снижению суточной продуктивности фотосинтеза и эффективности использования влаги, массовой дефолиации и гибели сильно поврежденных деревьев.

**Ключевые слова.**  $CO_2$ -газообмен, дыхание, световые кривые фотосинтеза, устьица, промышленная зона, деградация лесов, поллютанты, сернистый газ.

---

# STUDY OF THE INFLUENCE OF ABIOTIC FACTORS ON THE GAS EXCHANGE OF SCOTS PINE

*V.K. Bolondinskii*

Forest Research Institute of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences,  
11, Pushkinskaya Str., 185910, Petrozavodsk, Karelia, Russia; [bolond@krc.karelia.ru](mailto:bolond@krc.karelia.ru)

**Abstract.** Since 1990s we carried out investigations of dependence of Scots pine gas exchange on the environmental factors in the relatively clear conditions of the southern Karelia and on the Kola Peninsula to the West of Monchegorsk's combine 'Severonikel'. The trial plots with different levels of pollution were located at different distances from the metallurgical combine. The main air pollutants were sulfur dioxide and heavy metals.

Analysis of parameters of the light response curves of photosynthesis revealed that they were more depended on the state of a tree than the distance from the source of emissions. Both the maximal photosynthesis at maximal values of PhAR and constants of saturation of the light curves decreased with deteriorating of a tree state. The needle dark respiration depended on the toxic gases concentration and duration of their influence. In zone of degradation, the respiration rate decreased (up to 60%) progressively with deteriorating of the tree condition and aging of needle. At the distance of 50 km from the metallurgical combine in the needle without visible symptoms of damage, enhancement of the dark respiration rate was observed with increasing of needle age.

Along with degradation of the assimilatory apparatus by toxicants, the disturbance of a water regime played the important role in decreasing of CO<sub>2</sub> gas exchange. Pollutants destroyed the photosynthetic apparatus of conifer needle and stomatal activity. Inhibiting influence of water stress was essentially showed in daily dynamics of photosynthesis and transpiration. Presence of a water deficit resulted in the strong day time depression of processes, to reduction in diurnal productivity of photosynthesis and efficiency of use of water, mass defoliation and death of the strongly damaged trees.

**Keywords.** CO<sub>2</sub> gas exchange, respiration, light response curve for net photosynthesis, stomata, industrial zone, forest degradation, air pollution, sulfur dioxide.

## Введение

Совокупность условий неорганической среды или абиотические факторы оказывают большое влияние на газообмен и другие физиологические функции растений. Помимо климатических факторов к ним относится химический состав почвы и воздуха. Антропогенные изменения состава воздуха и почвы оказывают на растение, как непосредственные воздействия, так и косвенные, проявляющиеся в изменении реакции растительного организма на факторы внешней среды. Поллютанты способны повреждать непосредственно различные органы дерева, такие как листья, корни. Тяжелые металлы, попадая через

---

корни в ствол и растворяясь в кислом соке, попадают практически в любую часть организма, видоизменяя обменные процессы в различных структурах (Титов и др., 2014). Нарушения в растениях изменяют состояние равновесия организма с окружающей средой. Происходит сдвиг физиологических оптимумов, меняется норма реакции, ответная реакция на экстремальное воздействие природных факторов, например температуры. Если на ненарушенных территориях растения могли переносить сильные атмосферные и почвенные засухи, то при сильном антропогенном воздействии снижается уровень температуры и длительность засухи, которые растение могло бы выдержать без необратимых последствий. В результате одинаковые антропогенные воздействия (например, комбинаты одного профиля и мощности с примерно равным количеством выбрасываемых в атмосферу поллютантов) производят неодинаковое воздействие на растительный покров в различных природных зонах. В результате зоны полной деградации растительности могут отличаться по площади в десятки раз в северных и южных областях.

Комбинат «Североникель» (г. Мончегорск) является одним из основных источников загрязнения окружающей среды в Мурманской области. Наибольшие выбросы  $\text{SO}_2$  в атмосферу наблюдались в 1970-1980-е годы, в связи с переходом комбината на руду Норильского месторождения. В атмосферу попадает и целый ряд тяжелых металлов, например, никель, медь, кобальт, мышьяк и другие (Ярмишко, 1997). Доля валовых выбросов предприятия в 2013 году составила 15% от общих выбросов стационарных источников в Мурманской области (269.8 тыс. т). Уровень выбросов ниже, чем в 1980-х годах, но концентрации  $\text{SO}_2$  в воздухе в районе г. Мончегорска по-прежнему выше критической отметки (О состоянии и об охране..., 2013). Площадь лесов, поврежденных промышленными выбросами металлургических комбинатов «Печенганикель» и «Североникель», составляла 2.7% от всей лесной площади, а доля погибших древостоев – 0.2% (Никонов и др., 2004).

Влияние  $\text{SO}_2$  – наиболее известный пример прямого токсичного воздействия на растения (Butnerowicz et al., 2007). Подобно другим газам  $\text{SO}_2$  относится к группе абиотических стрессовых факторов, которые вызывают снижение роста биомассы (Noe et al., 2011). Прямое влияние  $\text{SO}_2$  происходит путем проникновения частиц газа через устьица внутрь листа. Скорость проникновения  $\text{SO}_2$  через устьица зависит от условий среды таких, как солнечная иррадиация, влажность и температура воздуха. После проникновения в клетки листа  $\text{SO}_2$  окисляется до сульфитов, что приводит к снижению pH листа и нарушению окислительно-восстановительного баланса в ткани растения. Это вызывает потерю хлорофилла, нарушения процесса фотосинтеза на ферментативном уровне, электронного транспорта и, как результат, понижение ассимиляции  $\text{CO}_2$  (Jim, Chen, 2008; Sha et al., 2010). Слои лесного полога вызывают изменения в параметрах окружающей среды, таких как скорость ветра, доступность света, температура. Это препятствует смешиванию слоев воздуха над и под кронами деревьев. В результате, в разных слоях леса могут наблюдаться различные концентрации токсичных газов (Noe et al., 2011). Сосна обыкновенная по сравнению с другими видами древесных растений

---

обладает наибольшей чувствительностью к атмосферным загрязнениям (Лукина, Никонов, 1993). Изучение специфических особенностей ответной реакции  $\text{CO}_2$ -газообмена сосны на воздействия параметров среды может выявить определенную степень поражения хвои, в то время как ярко выраженные внешние изменения еще отсутствуют.

Работы, где бы анализировались непосредственно процессы  $\text{CO}_2$ -газообмена растений в зависимости от загрязнения среды, единичны (Oleksyn, Bialobok, 1986; Katainen et al., 1987). В ряде работ показано, что малые концентрации  $\text{SO}_2$  и кратковременные воздействия или не оказывали ингибирующего влияния на процесс фотосинтеза (Баряхтенова, Николаевский, 1988; Amundson et al., 1986; Boyer et al., 1986), или иногда даже стимулировали его (Katainen et al., 1987). При кратковременном воздействии повышенных концентраций  $\text{SO}_2$  интенсивность фотосинтеза падала, но через определенное время восстанавливалась (Katainen et al., 1987). При длительном же влиянии  $\text{SO}_2$  или многократных воздействиях интенсивность процесса снижалась в некоторых случаях до 90% (Спахова, Рязанцева, 1978; Richardson et al., 1992). Однако в достаточно широком диапазоне концентраций токсикантов наблюдалось увеличение интенсивности темнового дыхания (Katainen et al., 1987). Эмиссия тяжелых металлов в почву и накопление их в ассимилирующих органах также отрицательно влияли на фотосинтез (Kamenova-Yukhimenko et al., 1987).

Следует отметить, что большинство перечисленных выше исследований были сделаны в лабораторных условиях. Для создания прогностических моделей стока  $\text{CO}_2$  в лесные ценозы, как в относительно чистых условиях, так и подвергшихся загрязнению, требуются конкретные данные по  $\text{CO}_2$ -газообмену в естественных условиях различных автотрофных и гетеротрофных компонентов растительности.

Целью настоящей работы являлось исследование зависимости процессов газообмена сосны обыкновенной от факторов внешней среды при разных уровнях загрязнения к западу от комбината «Североникель».

## Материалы и методы

Исследование газообмена проводили на 35-45-летних соснах в относительно чистых условиях в Карелии ( $62^\circ 13'$  с.ш. и  $34^\circ 10'$  в.д.) и на территориях с разной степенью загрязнения к западу от Мончегорского комбината «Североникель» ( $67^\circ 56'$  с. ш. и  $32^\circ 55'$  в.д.). Пробные площади находились в относительно чистой зоне (А1) – на базе Хельсинского университета в Вярриетундре в Лапландии (станция SMEAR 1), в зоне слабого воздействия (А2) – участок у деревни Уполокша в 50 км к западу от г. Мончегорска, в зоне сильного воздействия (А3) и в зоне деградации лесов (А4) в 40 и 20 км от источника соответственно. Выбранные участки характеризовались по состоянию большинства сосен, составляющих древостой. Однако на каждом участке можно было встретить сосны разного состояния. При оценке состояния деревьев применялись критерии, изложенные в монографии (Влияние промышленного загрязнения..., 1990). Они близки к оценкам лесопатологиче-

ских характеристик деревьев, приводимых в «Санитарных правилах в лесах Российской Федерации».

Для измерения фотосинтеза на участках А3-А4 были выбраны 9 сосен 40-50-летнего возраста, отличавшихся как динамикой роста, так и состоянием кроны. При оценке состояния сосен учитывалось количество хвои на годичном побеге, скорость опадения хвои по годам, сухой вес хвои годичного побега, структура, форма и размеры крон, доля количества мертвых ветвей в кронах и некротических участков хвои.

Деревья в относительно хорошем состоянии без ярко выраженных признаков ослабления имели хвою 4-5 летнего возраста, в среднем состоянии – до 3-4 лет, в плохом – до 2-3 лет. Сосны в плохом состоянии близки к сильно ослабленным деревьям, а сосны в среднем состоянии лишь условно можно отнести к ослабленным деревьям согласно «Санитарным правилам».

Диаметры стволов под кроной у деревьев в хорошем и плохом состоянии, но одного возраста, имели разницу до 50-60%. Все деревья находились приблизительно в одинаковом положении в пологе древостоя. Участки находились в непосредственной близости или совпадали с экспериментальными площадями Ботанического института им. В.И.Комарова, предназначенными для длительных наблюдений. Возраст древостоев 40-50 лет, подробная их характеристика представлена в коллективной монографии (Влияние промышленного загрязнения..., 1990).

В Карелии для регистрации  $\text{CO}_2$ -газообмена и транспирации побегов использовались стационарные автоматические многоканальные установки (Болондинский, Кайбияйнен, 2003). Микрометеорологические исследования проводили по стандартным методикам. Зная температуру хвои, определяемую с помощью медь-константановых термопар, рассчитывалась насыщающая концентрация водяного пара в межклетниках ( $W_i$ ). По относительной влажности и температуре воздуха с помощью психрометрических таблиц определяли насыщающую концентрацию водяного пара в воздухе, входящем в камеру ( $W_a$ ), и дефицит давления водяного пара в воздухе ( $D$ ). Устьичную проводимость листа для паров воды ( $g_{sw}$ ) рассчитывали по формуле  $g_{sw} = E/(W_i - W_a)$ , где  $E$  – транспирация (Болондинский, 2012).

В Заполярье для измерения газообмена применялась переносная система LI-6200 (Li-Cor, USA), позволяющая измерять  $\text{CO}_2$ -газообмен, транспирацию и ряд внутренних параметров. Датчик интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР) смонтирован на верхней части листовой камеры. Измерения проводили с 3-кратной повторностью на интактных побегах. Всего было проведено около 1200 измерений фотосинтеза. Температура и относительная влажность воздуха измерялись стандартными метеорологическими приборами.

Для снятия световых кривых камеру с побегом ориентировали прямо на солнце и за 1 минуту перед измерением покрывали слоями марли или тканями разной плотности. После каждого уменьшения освещенности измеряли все показатели, регистрируемые прибором (ФАР,  $\text{CO}_2$ -газообмен, концентрация  $\text{CO}_2$  в камере, температура и влажность воздуха в камере и т.д.). Экспери-

менты в основном проводили в дневной динамике с 10 до 16 часов. Старались выбирать ясные безоблачные дни.

Световые кривые фотосинтеза моделировали с помощью нелинейного регрессионного анализа гиперболой (функция Микаэлиса-Ментен):

$$P(I(x,t)) = a_1 + b_1 \cdot I(x,t)/(I(x,t) + b_2),$$

где  $a_1$  – параметр, характеризующий  $\text{CO}_2$ -газообмен при  $I$  ( $\Phi AP$ ) = 0, т.е. уровень дыхания ( $R$ );  $b_1$  – величина фотосинтеза при насыщающих значениях  $\Phi AP$  ( $P_{max}$ );  $b_2$  (константа насыщения) – параметр, равный величине  $I$ , при которой  $P = 0,5P_{max}$ , и является характеристикой скорости насыщения световой кривой;  $t$  – время;  $x$  – переменная, характеризующая положение листа в пространстве. Формально  $b_1$  – теоретически возможный максимум фотосинтеза при освещенности, стремящийся к бесконечности. Обычно он близок к величине скорости фотосинтеза при максимально возможной в природе величине освещенности (Болондинский, 2010б).

Из уравнения Микаэлиса-Ментен рассчитывали световой компенсационный пункт ( $СКП$ ) – интенсивность света, при которой суммарный  $\text{CO}_2$ -газообмен ( $P(I(x,t))$ ) равен нулю.  $СКП$ , имеющий размерность освещенности:

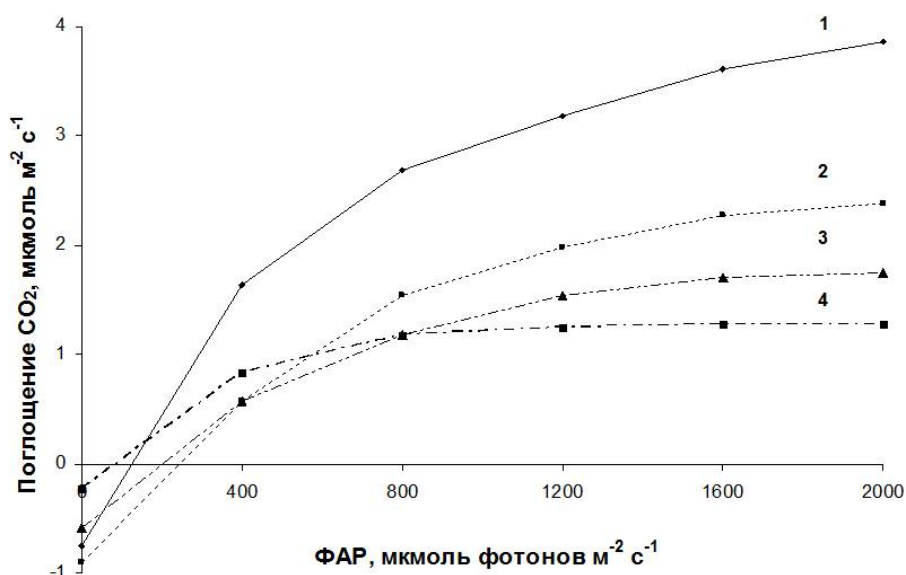
$$I_{P=0} = -a_1 \cdot b_2 / (a_1 + b_1)$$

Наряду с исследованием световых кривых фотосинтеза на участке А3 специально изучали в течение нескольких дней суточную динамику газообмена (транспирацию, фотосинтез) на объектах в относительно хорошем и среднем состояниях. Система Li-6200 позволяла также измерять устьичную проводимость,  $\Phi AP$ , температуру хвои и воздуха. По данным температуры и относительной влажности воздуха рассчитывался дефицит водяного пара в воздухе. Кроме того, по значениям  $\text{CO}_2$ -газообмена в моменты снятие световых кривых фотосинтеза до использования искусственного затенения была реконструирована для некоторых дней суточная динамика  $\text{CO}_2$ -газообмена.

На участке А2 суточная динамика газообмена не изучалась. На участке А1 на высоком экспериментальном уровне с помощью автоматических многоканальных установок, с использованием камер-хлопушек по нескольким каналам измерялся  $\text{CO}_2$ -газообмен в течение всего вегетационного сезона. Однако транспирация и температура хвои в дни, когда мы проводили измерения на участках А3, не фиксировались. Поэтому суточная динамика газообмена и устьичной проводимости на загрязненных участках сравнивалась с таковой на относительно чистых площадках в 50 км севернее г. Петрозаводска, где в 70-80-е годы измерения проводились на протяжении нескольких вегетационных сезонов (Болондинский, Кайбияйнен, 2003). Из всего большого массива данных были выбраны дни, по внешним условиям, близкие к дням, когда анализировалась суточная динамика на участке А3. В основном это были солнечные дни с умеренной температурой воздуха (21-23°C) и с достаточно высоким дефицитом водяного пара в воздухе (около 2000 Па).

## Результаты и обсуждение

Анализ световых кривых фотосинтеза у сосен, растущих в условиях загрязнения (участки А3, А4), показал, что параметры моделей в большей степени зависели от состояния дерева, чем от удаленности от источника загрязнения. Световые кривые фотосинтеза в относительно чистой зоне А2 (60 км от источника загрязнения) имели более высокий уровень  $P_{\max}$  (параметр  $b_1$ ). С ухудшением состояния дерева на участках А3-А4 уменьшались как получаемые из модели величины  $P_{\max}$ , так и реальные значения фотосинтеза, рассчитанные для  $\text{ФАР} = 1400 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ . Так же значительно было и уменьшение величины параметра  $b_2$ , т.е. с увеличением степени поражения дерева, световые кривые достигали насыщения при все меньших величинах ФАР (рис.1, табл. 1).



**Рисунок 1.** Усредненные модели световых кривых фотосинтеза однолетних побегов сосны, в разной степени подвергавшихся воздействию загрязнителей  
 1- дерево в относительно чистой зоне А2. 2, 3, 4 – деревья в зонах А3 и А4 в хорошем, среднем и плохом состояниях соответственно.

В насаждениях, подвергающихся длительное время воздействию загрязнителей, даже у деревьев в относительно хорошем состоянии, интенсивность фотосинтеза понижалась на 28%, в среднем состоянии – на 42%, в плохом же состоянии – на 68%. Загрязнение устьиц приводило к увеличению их сопротивления диффузии  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  (Кайбияйнен и др., 2001). Наибольшее уменьшение интенсивности  $\text{CO}_2$ -газообмена (в среднем 40.3%) отмечали у однолетней хвои. У трехлетней хвои сильно пораженного дерева уровень процесса составлял 60-70% от максимального газообмена хвои того же возраста на дереве в сравнительно хорошем состоянии. Эффект воздействия загрязнителей усиливался с возрастом хвои (табл. 1).

**Таблица 1.** Параметры моделей световых кривых фотосинтеза у сосен с разной степенью поражения хвои

Участок	Состояние дерева	Возраст хвои, лет	$a$	$b_1$	$b_2$	$r^2$	$T_a, ^\circ\text{C}$	СКП МКМОЛЬ М <sup>-2</sup> С <sup>-1</sup>
			МКМОЛЬ М <sup>-2</sup> С <sup>-1</sup>					
<b>Участки А3-А4. 20 июня – 10 июля</b>								
A3	+	1	-0.37	6.14	750	0.99	22.5	42.9
A3	++	2	-0.32	4.7	530	0.992	16.5	33.6
A4	++	1	-0.3	3.69	480	0.98	16.5	35.6
A3	++	1	-1.07	4.65	530	0.997	28	99
A3	+++	1	-0.63	3.32	510	0.993	26	81.6
A3	+++	1	-0.29	3.48	400	0.991	16.5	30.7
A3	+++	1	-0.35	3.03	320	0.983	19.5	33.1
A4	++++	1	-0.64	2.78	290	0.985	21	54.6
A4	++++	2	-0.35	2.24	290	0.986	19.5	38.7
A4	++++	2	-0.11	1.79	210	0.968	18.5	12.1
<b>Участки А2. А3-А4. 25 июля – 10 августа</b>								
A2	+	1	-0.51	4.98	620	0.99	23.4	57.7
A2	+	2	-0.52	4.36	600	0.99	23.8	63.5
A2	+	3	-0.57	3.55	560	0.99	23.6	77.3
A2	+	4	-0.65	3.17	510	0.99	23.8	86.3
A2	+	5	-0.65	2.32	420	0.994	24.2	92.4
A3	++	1	-0.31	4.77	530	0.991	23	32.7
A3	++	2	-0.51	3.58	360	0.992	23.5	44.8
A3	++	3	-0.54	3.16	300	0.994	25	43.8
A4	+++	1	-0.34	3.25	520	0.989	26	49.4
A4	+++	2	-0.39	2.46	310	0.993	26.5	42.1
A4	+++	3	-0.55	2.67	210	0.994	19	35.9
A4	++++	1	-0.31	2.68	520	0.992	20	53.3
A4	++++	2	-0.57	2.44	290	0.993	24	54.6
A4	++++	3	-0.7	2.38	230	0.991	20.5	52.4

**Примечание.**  $T_a$  – температура воздуха в ассимиляционной камере, СКП – световой компенсационный пункт,  $r^2$  – коэффициент детерминации, + – хорошее состояние, ++ – относительно хорошее, +++ – среднее, ++++ – плохое.

В условиях хронического загрязнения воздуха на участках А2-А4 наблюдали повреждения хвои – хлорозы и некрозы. Площадь поврежденной поверхности зависела от возраста хвои и удаленности от комбината. На участке А2 только у единичных хвоинок 1-летнего возраста повреждено до 5% поверхности, в то время как у хвоинок 5-8-летнего возраста такие же повреждения имели 50-60% хвои. В сосняке А4 вся хвоя повреждена. Даже



среди однолетней хвои встречались экземпляры с 50% повреждения поверхности, у более старой – таких хвоинок 30-40%. На выбранных нами для исследований участках сохранилась хвоя: на А4 – 2-3 года, на А3 – 3-5 и на А2 – 5-7 лет (Кайбияйнен и др., 2001).

Количество деревьев разного состояния в древостоях зависело от удаленности от источника загрязнений. Например, на участке А4 деревьев в относительно хорошем состоянии всего 5%, в среднем – 25%, на участке А3 – 25.6% и 35.3% соответственно. Одной из причин различного воздействия токсикантов на состояние отдельных деревьев может быть неравномерность переноса токсикантов от источника в пространство древостоя. При этом отдельные деревья внутри древостоя могут подвергаться разной степени воздействия из-за чисто механических причин переноса.

Значительную роль в дифференциации степени влияния загрязнителей на отдельные деревья играет неравномерность распределения токсикантов в пологе древостоя (Noe et al., 2011). В разреженных древостоях потоки аэрозолей с тяжелыми металлами и токсичными газами, включая двуокись серы, имеют сложную конфигурацию, зависящую от рельефа местности, и часть деревьев могут и не попасть под высокие концентрации токсикантов. Другой причиной в различии состояния деревьев является их разная индивидуальная устойчивость к воздействию токсикантов. Механизм такой устойчивости у деревьев одного вида не совсем ясен. Одним из способов защиты листьев от неблагоприятных воздействий можно считать отложение воска на их поверхности, от содержания которого зависит смачиваемость поверхности листа и проницаемость кутикулы. Толщина воскового налета колеблется в больших пределах и зависит от вида и условий роста (Крамер, Козловский, 1983). Воск теряет свою структуру и деградирует с возрастом листа, и особенно сильно разрушается токсикантами (Cape, Foxler, 1981; Schmitt et al., 1981). Полная деградация воска может приводить к увеличению проницаемости кутикулярных мембран в 300-500 раз (Крамер, Козловский, 1983). Деревья, хвоя которых обладает более плотным и толстым восковым налетом, могут более успешно противостоять разрушающему воздействию токсичных веществ. У хвои же с сильно пораженного дерева (даже однолетней) поверхность разрушена, что приводит к все большему внедрению загрязнителей с увеличением возраста в поверхность хвои. Вероятно, имеются и другие механизмы индивидуальной устойчивости. Однако, наиболее вероятно, что основную роль в дифференциации степени влияния загрязнителей на отдельные деревья играет неравномерность распределения токсикантов в пологе древостоя.

Микроскопическое исследование устьиц хвои деревьев на разных площадях показало, что если на относительно чистом участке (А2) иногда наблюдается загрязнение переднего дворика устьиц, то у сильно пораженных деревьев на участках А3-А4 могут наблюдаться целые ряды устьиц с полностью забитыми передними двориками или с твердой коркой на дне дворика (Кайбияйнен и др., 2001). У однолетней хвои дерева в относительно хорошем состоянии передние дворики устьиц не загрязнены и на поверхности хорошо видны удлиненные клетки эпидермы. У трехлетней хвои наряду с возрастными изменени-

---

ями наблюдалось увеличение толщины воскового налета. У деревьев в плохом состоянии даже у хвой однолетнего возраста устьица почти полностью закупорены и не видна клеточная структура покровной ткани. У трехлетней хвой устьица полностью закупорены и их можно обнаружить только по наличию большего скопления загрязняющих частиц на их поверхности.

По мере старения хвой наблюдалось снижение  $\text{CO}_2$ -газообмена и в зоне слабого воздействия поллютантов (A2). Происходило снижение уровня поглощения  $\text{CO}_2$  с увеличением возраста хвой от 1 года (100%) до 5 лет (38.6%). Подобная тенденция отмечалась и в относительно чистых условиях (Linder, Troeng, 1982; Болондинский, 2007). У Линдера и Троенга интенсивность фотосинтеза двухлетней хвой уменьшилась на 28%, трехлетней – на 31%, что близко к снижению величин  $\text{CO}_2$ -газообмена на участке A2 (табл. 1). В наших исследованиях (Болондинский, 2007) при хорошей оводненности хвой, в отсутствие атмосферной или почвенной засухи наблюдалась такая же тенденция. При почвенной засухе фотосинтез в наибольшей степени снижался у хвой старших возрастов. При этом происходило и сильное уменьшение ее оводненности. Так, в сильную засуху средний уровень фотосинтеза, измеряемый на подросте сосны с 10 до 12 часов у молодой, однолетней и двухлетней хвой составлял соответственно 2.65, 1.45 и 0.32  $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ , а у трехлетней хвой был ниже нуля. Полное закрытие устьиц у хвой 3-5-летнего возраста в случае, если оно не очень продолжительно, является адаптационным признаком, позволяющим сохранить ее жизнеспособность. У хвой, подверженной действию поллютантов, как будет показано ниже, такая возможность отсутствовала.

В зонах A3-A4 далеко не все деревья, состояние которых классифицировано нами как относительно хорошее, обладали интенсивностью фотосинтеза, равной интенсивности процесса у сосны в зоне слабого воздействия. Из анализа всех экспериментальных данных следует, что у включенных в эту группу сосен уровень фотосинтеза хвой разного возраста может уменьшаться на 15-20% (табл. 1). Более значительное воздействие поллютантов наблюдалось у сильно пораженных деревьев, при этом величина ингибирования фотосинтеза сильно зависела от возраста хвой. С увеличением возраста хвой происходило и уменьшение скорости насыщения световой кривой. Наблюдалось некоторое уменьшение величины параметра  $b_2$  с увеличением возраста хвой, то есть, чем старше хвоя, тем меньшая величина освещенности необходима для достижения насыщения световой кривой.

Анализ полученных данных не дает оснований утверждать, что с усилением воздействия токсикантов следует увеличение интенсивности темнового дыхания, как это показано в ряде работ (Katainen et al., 1987; Oleksyn, Vialobok, 1986). Наши исследования световых кривых фотосинтеза проводились довольно длительное время в солнечные безоблачные дни с разной температурой воздуха. Как следует из результатов, полученных на участке A1, и литературных данных (Korpilahti, 1988), изменения температуры выше  $6^\circ\text{C}$  не оказывали существенного влияния на интенсивность фотосинтеза сосны. Вероятно, и температура почвы в период измерений (июль-август) не являлась лимитирующим фактором. В то же время изменения температуры в пределах

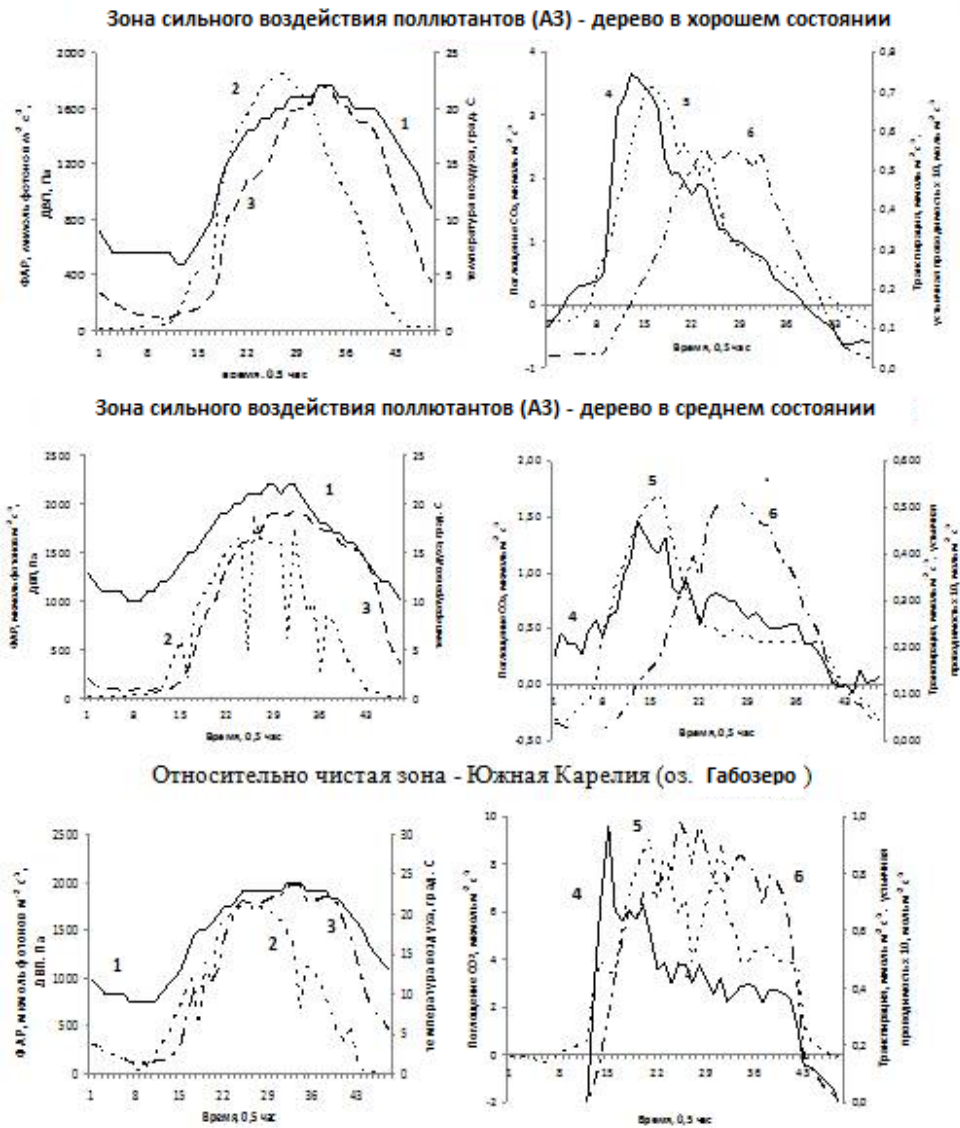
16.5-28°C не могли не сказаться на интенсивности дыхания. Не исключено, что понижение температуры воздуха, когда проводились измерения на деревьях в плохом состоянии в зоне А4, показало заниженное темновое дыхание.

Интенсивность процесса у дерева в плохом состоянии при температуре воздуха 20°C падала на 60% по сравнению с дыханием побегов у дерева в относительно хорошем состоянии. Наблюдалась тенденция снижения светового компенсационного пункта. Падение интенсивности темнового дыхания и тенденцию снижения уровня *СКП* наблюдали и со старением хвои, т.е. увеличением времени воздействия токсикантов. Обратная тенденция также имела место, но встречалась гораздо реже. В среднем снижение дыхания с увеличением возраста хвои от 1 до 3 лет у деревьев разного состояния достигало 50% (Кайбияйнен и др., 2001).

В зоне слабого воздействия поллютантов (А2) были получены обратные зависимости величины темнового дыхания от возраста хвои (табл. 1). Исследованные нами деревья не имели видимых признаков повреждения хвои, которая сохранялась на побегах до 5-6-летнего возраста. Со старением хвои от 1 до 5 лет интенсивность дыхания увеличивалась на 20%. Более чем в два раза возрастал и *СКП*. Расчет интенсивности темнового дыхания на загрязненных участках производился на всю поверхность хвои. Расчет же интенсивности дыхания на единицу неповрежденной поверхности, давал противоположный результат, то есть процесс деструкции сопровождался более интенсивным дыханием неповрежденных тканей хвои. Факт увеличения дыхания на начальном этапе воздействия токсичных поллютантов отмечали (Oleksyn, 1984; Katainen et al., 1987). В наших экспериментах также у деревьев в хорошем состоянии без видимых деструкций хвои в зоне А3 уровень дыхания у однолетних побегов был выше, чем у деревьев в зоне А2 (табл. 1).

Хотя параметры световых кривых несут важную информацию о степени деградации деревьев на загрязненных участках, практическое их использование сопряжено с рядом трудностей. Параметры световых кривых, особенно у пораженных деревьев сильно изменялись во времени, что было обусловлено уменьшением устьичной проводимости в дневные часы. Сравнение темнового дыхания желательно проводить при одинаковой температуре воздуха, что не всегда возможно из-за удаленности участков друг от друга. Важную дополнительную информацию дало исследование суточной динамики параметров газообмена, проведенное на участке А3. Во время эксперимента максимальная температура воздуха составляла 21-22°C, облаков почти не было и дефицит водяного пара в воздухе достигал 2000 Па. Однолетняя хвоя у деревьев в относительно хорошем состоянии была поражена в меньшей степени, чем в среднем, что сказалось на максимальных величинах фотосинтеза. Ночное дыхание у деревьев в относительно хорошем и среднем состоянии составляло 0.25 и 0.62 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> (рис. 2) соответственно, в то время как на контрольном участке в Карелии оно было на уровне 0.1 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>. На участке А1 дыхание в июне не превышало по абсолютной величине 0.15 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>. Освещенность в отсутствие облаков составляла при этом 10-15 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>. По данным, предоставленным нам финскими коллегами, транспирация на участке А1 ночью

отсутствовала и устьичная проводимость была близка к нулю. То же самое мы наблюдали на нашей опытной площадке в Карелии (рис. 2).



**Рисунок 2.** Суточный ход внешних факторов среды

1– температура воздуха, 2 – ФАР, 3 – дефицит водяного пара в воздухе), 4 – устьичной проводимости, 5 – фотосинтеза и 5- 6 – транспирации в зоне деградации лесов под Мончегорском и в южной Карелии

На участках, подверженных действию загрязнителей, нормальная работа устьичного аппарата была нарушена. Устьичная проводимость на участке А3 в ночное время, когда незаходящее солнце не освещало побеги с 22:30 до 03:30, изменялась у сосен в хорошем состоянии от 0.005 до 0.012 моль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>, а в среднем состоянии – от 0.011 до 0.016 моль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>, что составило 7-16 и 24-36% от максимальных утренних величин. Нижняя граница изменения вели-

чины устьичной проводимости в ночное время у хвой в относительно хорошем состоянии более чем в два раза была выше чем в среднем состоянии, то есть устьицы смыкались на более загрязненном участке менее плотно, и транспирационные потери воды здесь были выше.

Величины дефицита водяного пара в воздухе в ночное время, как правило, низки и суммарная ночная транспирация не превышала 2-3% от суточных сумм транспирации (Болондинский, 2010а). За короткую ночь в период отсутствия дождей растения не успевали восполнять потерь влаги, на что указывают низкие значения предрассветного водного потенциала побегов (Кайбияйнен и др., 1995). Причина этого не в ночной транспирации, а в уменьшении количества проводящих колец ксилемы с ухудшением состояния дерева. Наряду с уменьшением размеров трахеид в ксилеме ствола и корней (Влияние промышленного...1990) это приводило к увеличению сопротивления ксилемы транспорту влаги и возникновению водного дефицита (Кайбияйнен и др., 1995).

Во время атмосферных и почвенных засух, которые достаточно часто наблюдаются в зоне средней тайги, но крайне редки в условиях Заполярья, в дневное время иногда происходит полное закрытие устьиц (Болондинский, 2007). CO<sub>2</sub>-газообмен в эти моменты может быть отрицательным, но закрытие устьиц помогает растению избежать критических потерь влаги и летального исхода. У растений, подвергнувшихся воздействию поллютантов, нет возможности полностью закрыть устьица, и даже при очень малой устьичной проводимости (0.005 моль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>), но при высоких значениях в дневное время дефицита водяного пара в воздухе, потеря воды будет существенной, что может привести к опадению хвой. Эти риски увеличиваются по мере приближения к источнику поллютантов.

Минимальная устьичная проводимость у 2- и 3-летней хвой больше, чем у однолетней. 3-летняя хвоя в зонах А3 и А4 особо уязвима даже при слабых атмосферных засухах, которые иногда случались в последние десятилетия. В результате 4-летняя хвоя в зоне А4 встречается крайне редко, а в зоне А3 отсутствует 5-6-летняя хвоя. В результате в зоне деградации лесов (А4) из оставшихся в живых деревьев только 3% в относительно хорошем состоянии. В плохом состоянии более 50%. В зоне сильного воздействия (А3) высушенных сосен 15%, в плохом состоянии 23%, в среднем 35, в относительно хорошем – 27%.

С утра до полудня транспирация возрастала и затем какое-то время была почти постоянной, несмотря на уменьшение устьичной проводимости. Это постоянство поддерживалось за счет увеличения дефицита водяного пара в воздухе. При падении последнего транспирация быстро приближалась к значениям, которые наблюдались в ночное время (рис. 2). CO<sub>2</sub>-газообмен после достижения утреннего максимума уменьшался, причем, иногда в большей степени, чем это было обусловлено падением устьичной проводимости. Это говорит о том, что наряду с устьичным ограничением, происходило и снижение интенсивности обменных процессов. Значительное влияние могли оказывать тяжелые металлы, способствующие угнетению фотосинтеза, усилению

дыхания, торможению оттока метаболитов (Титов и др., 2014). Снижение скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  в присутствии тяжелых металлов может быть связано как с функциональными, так и со структурными изменениями в фотосинтетическом аппарате растений. Под влиянием тяжелых металлов в листьях растений уменьшается содержание фотосинтетических пигментов (Vassilev, 2002). Негативное влияние тяжелых металлов на темновые реакции фотосинтеза связано главным образом с подавлением активности ферментов цикла Кальвина (Krantev et al., 2008) и, в частности, основного фермента ассимиляции  $\text{CO}_2$  – рибулозобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (РУБИСКО).

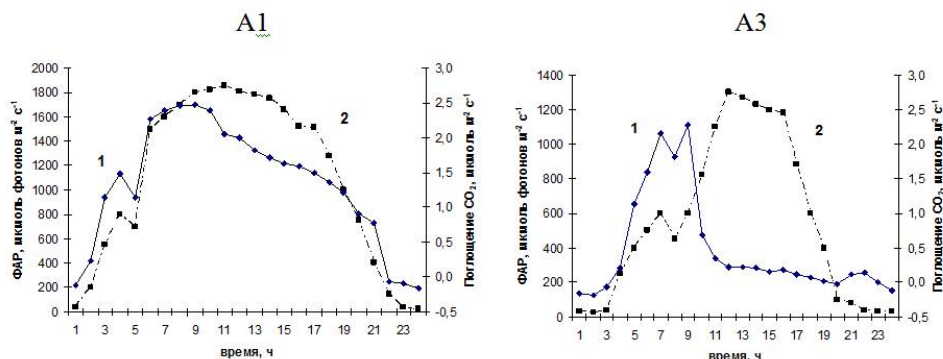
У растений в нормальных условиях, наоборот, при снижении устьичной проводимости сильного падения фотосинтеза не происходит, а в некоторые периоды он может даже возрастать. В моменты интенсивного роста, когда спрос на ассимиляты велик, молекулы  $\text{CO}_2$ , достигшие хлоропластов, благодаря высокой концентрации и быстрой регенерации основных ферментов (РУБИСКО и др.), ответственных за связывание  $\text{CO}_2$ , очень быстро вовлекаются в реакции и концентрация  $\text{CO}_2$  в межклетниках снижается. В результате, из-за возрастания градиента концентрации  $\text{CO}_2$  между наружным воздухом и воздухом в межклетниках, несмотря на сужение устьичной апертуры, поток  $\text{CO}_2$  в лист не ослабевал и фотосинтез сохранялся значительную часть времени на высоком уровне (Болондинский, 2012).

Суточные кривые, приведенные на рис. 2, приурочены к периоду интенсивного апикального роста сосны. В Карелии в эти дни наблюдались максимальные величины  $\text{CO}_2$ -газообмена за вегетационный сезон. Особо сильное снижение максимальных утренних величин фотосинтеза на загрязненных участках по сравнению с контролем наблюдалось в период интенсивного апикального роста. В Карелии суточные приросты центрального побега в эти дни составили 2.5-3 см, что соответствовало и высокому уровню  $\text{CO}_2$ -газообмена. На участке А3 суточные приросты во время проведения эксперимента составляли у деревьев в хорошем и среднем состояниях 0.15 и 0.08 см. При этом период интенсивного роста побегов был примерно в полтора раза длиннее, чем в Карелии. Если максимальные величины  $\text{CO}_2$ -газообмена там доходили до 8-9  $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ , то на участке А3 у деревьев в хорошем и среднем состояниях они были зафиксированы на уровнях 3.5 и 1.8  $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ .

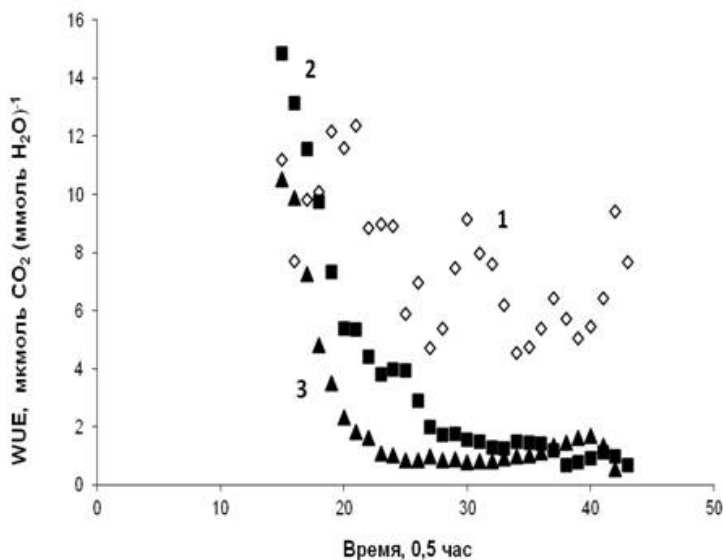
В период завершения ростовых процессов максимальные величины фотосинтеза на участках А1 и А3 составляли соответственно 2.5 и 2.3  $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$  (рис. 3). Разница в суточной продуктивности фотосинтеза была более существенной – 115.4 и 40  $\text{ммоль м}^{-2} \text{сутки}^{-1}$ . У дерева в плохом состоянии максимальный фотосинтез и суточная продуктивность составляли соответственно 1.02  $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$  и 17.4  $\text{ммоль м}^{-2} \text{сутки}^{-1}$ . Такое падение суточной продуктивности фотосинтеза ранее наблюдалось нами в южной Карелии только во время сильной почвенной засухи при закрытых устьицах в дневное время (Болондинский, 2007).

Крайне низкий фотосинтез сопровождался и почти полным отсутствием транспирации, но величины эффективности использования воды (*WUE*-water use efficiency) при этом уменьшались всего на 20-30% по сравнению с услови-

ями хорошей оводненности почвы. При достаточном количестве влаги в почве и легкой атмосферной засухе на контрольном участке в Карелии величина  $WUE$  (рис. 4) после достижения высоких величин в ранние утренние часы уменьшалась до значений  $6 \pm 2$   $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$  ( $\mu\text{моль} \cdot \text{H}_2\text{O} \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ )<sup>-1</sup> и оставалась примерно на таком уровне с 10 до 20 часов.



**Рисунок 3.** Суточная динамика  $\text{CO}_2$ -газообмена (1) и ФАР (2) у сосны на участке (A1) и у сосны в хорошем состоянии в зоне сильного воздействия загрязнителей (A3) после окончания интенсивного апикального роста



**Рисунок 4.** Суточная динамика величины эффективности использования воды ( $WUE$ ) у сосен в относительно чистых условиях Южной Карелии (1) и на участке сильного воздействия загрязнителей (A3) у сосен в хорошем (2) и среднем (3) состояниях

В зоне сильного воздействия у деревьев в хорошем и среднем состояниях она с 12 часов составляла  $1.8 \pm 0.3$  и  $1 \pm 0.2$   $\mu\text{моль CO}_2 \cdot (\mu\text{моль H}_2\text{O})^{-1}$  соответственно. Лишь до 9 часов  $WUE$  имела значения, сравнимые с контролем. На участке A3, и особенно на участке A4 уменьшение  $WUE$  после утреннего подъ-

ема было гораздо более значительным. Устьичная регуляция в нормальных условиях способствует поддержанию  $WUE$  на константном уровне. При уменьшении этого коэффициента растение на производство одной единицы сухого вещества тратит больше воды. В норме растения стремятся не допустить такой ситуации. На загрязненных участках на производство единицы сухого вещества тратиться значительно больше воды, чем на относительно чистых участках.

Таким образом, нарушения водоснабжения пораженных деревьев, наряду с малым количеством поглощаемого  $CO_2$  на единицу транспирируемой воды в связи с закрытием устьиц и деградацией фотосинтетического аппарата создает угрозу обнуления углеродного баланса и гибели ветвей. Наблюдаемое последние 20 лет некоторое равновесие арктических экосистем (О состоянии и об охране окружающей среды..., 2013), обусловленное снижением выбросов поллютантов, может быть в будущем нарушено в связи с глобальным потеплением. Растительность на достаточно больших территориях уже более 70 лет находится в атмосфере с критическим содержанием  $SO_2$ . Анализ погодных условий в районе исследования за последние 20 лет показал, что существует как положительный тренд максимальных величин дефицита водяных паров в воздухе, так и продолжительности периодов с дефицитом водяного пара в воздухе, превышающем 1800 Па. Пока тренд небольшой, но климатические катастрофы, связанные с аномальными погодными условиями, участвовавшие в последнее время, увеличивают вероятность атмосферных засух на Кольском полуострове. Учитывая огромные площади (более 10000 км<sup>2</sup>), где сернистый газ превышает допустимые значения, существует угроза массового усыхания древесных растений. До настоящего времени массовой гибели древесной растительности и значительного расширения техногенных пустошей не происходит из-за кратковременности атмосферных засух.

## Выводы

Токсичные поллютанты оказывали разрушающее воздействие на фотосинтетический аппарат хвои и деятельность устьиц, что являлось главной причиной ингибирования процесса  $CO_2$ -газообмена.

Сравнение суточной динамики  $CO_2$ -газообмена, транспирации и устьичной проводимости показало, что в зоне сильного воздействия поллютантов происходило снижение интенсивности процессов по сравнению с контролем. Устьица не закрывались полностью в ночное время, что вело к дополнительным потерям влаги.

Длительное воздействие загрязнителей приводило к существенным изменениям в структуре проводящей ксилемы, вследствие чего возникали нарушения в водном обмене деревьев. Усиливающийся водный стресс являлся дополнительной причиной снижения фотосинтеза.

У хвои без внешних признаков поражения токсичные вещества вызывали увеличение интенсивности темнового дыхания. Эффект повышения интенсивности дыхания при слабом воздействии токсичных веществ можно использовать в качестве показателя для ранней диагностики состояния древо-



стоев. Характеристики  $\text{CO}_2$ -газообмена могут служить количественными критериями для оценки тяжести воздействия токсичных поллютантов как на отдельные растения, так и на их сообщества.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема № 0220-2017-0002) и при финансовой поддержке РФФИ (грант 17-04-01087-а).*

### Список литературы

Барахтенова Л.А., Николаевский В.С. 1988. Влияние сернистого газа на фотосинтез растений. – Новосибирск, Наука, 86 с.

Болондинский В.К. 2007. Сезонный ход  $\text{CO}_2$ -газообмена хвои разного возраста сосны обыкновенной в условиях южной Карелии. – Материалы XI Перфильевских научных чтений «Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера» – Архангельск, ч. 2, с. 123-129.

Болондинский В.К. 2012. Регуляция  $\text{CO}_2$ -газообмена у сосны обыкновенной в период интенсивного роста побегов. – Материалы IV-й Всерос. научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения» – Апатиты, с. 35-39.

Болондинский В.К., Кайбияйнен Л.К. 2003. Динамика фотосинтеза в сосновых древостоях – Физиология растений, т. 50, № 1, с. 105-114.

Болондинский В.К. 2010а. Изучение водного режима и фотосинтеза у сосен, произрастающих на территориях, подвергающихся загрязнению промышленными поллютантами. – Материалы IV-й Всерос. научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения». – Апатиты, с. 50-53.

Болондинский В.К. 2010б. Изучение световых кривых фотосинтеза у побегов сосны обыкновенной в ценозах, подвергающихся загрязнению промышленными поллютантами. – Экологическое равновесие и устойчивое развитие территории. – ЛГУ им. Пушкина, Санкт-Петербург, с. 258-261.

Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. 1990. /Под ред. Б.Н. Норина, В.Т. Ярмишко. – Л., Ботанический ин-т АН СССР, 196 с.

Кайбияйнен Л.К., Болондинский В.К., Софронова Г.И., Ялынская Е.Е. 2001. Мониторинг физиологического состояния древесных растений в зонах техногенных воздействий. – В кн.: Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. – Петрозаводск, КарНЦ РАН, с. 100-114.

Кайбияйнен Л.К., Болондинский В.К., Сазонова Т.А., Софронова Г.И. 1995. Водный режим и фотосинтез сосны в условиях промышленного загрязнения среды. – Физиология растений, т. 42, № 3, с. 451-456.

Крамер П.Д., Козловский Е.Е. 1983. Физиология древесных растений. – М., Лесная промышленность, 462 с.

---

---

Лукина Н.В., Никонов В.В. 1993. Поглощение аэротехногенных загрязнителей растениями сосняков на Северо-Западе Кольского полуострова. – Лесоведение, № 6, с. 34-41.

Никонов В.В., Зайцева И.В., Кобяков К.Н., Смирнов Д.Ю., Лукина Н.В., Петров В.Н. 2004. Коренные (старовозрастные) леса Мурманской области. – В кн.: Природопользование в Евро-Арктическом регионе: опыт XX в. и перспективы. – Апатиты, с. 64-82.

О состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2013 г. – Электронный ресурс. URL: <http://mpr.gov-murman.ru/upload/iblock/da1/2013.pdf> (дата обращения 22 мая 2017).

Спахова А. С., Рязанцева Л. А. 1978. Повреждаемость некоторых древесных растений сернистым газом. – Физиология растений, т. 25, № 2, с. 407-409.

Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. 2014. Тяжелые металлы и растения. – Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 196 с.

Ярмишко В.Т. 1997. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. – СПб., 210 с.

Amundson R. G., Walker R. B., Legge A. H. 1986. Sulphur gas emissions in the boreal forest: the West Whitecourt Case Study. VII. Pine tree physiology – Water, Air and Soil Pollution, vol. 29, No. 2, pp. 129-147.

Boyer J. N., Houston D. B., Jensen K. F. 1986. Impacts of chronic SO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>, and SO<sub>2</sub> + O<sub>3</sub> exposures on photosynthesis of *Pinus strobus* clones. – European Journal of Forest Pathology, vol. 16, No. 5/6, pp. 293-299.

Bytnerowicz A., Omasa K., Paoletti E. 2007. Integrated effects of air pollution and climate change on forests: A northern hemisphere perspective. – Environmental Pollution, vol. 147, pp. 438-445. Doi:10.1016/j.envpol.2006.08.028.

Cape J.N., Foxler D. 1981. Changes in Epicuticular Wax of *Pinus sylvestris* Exposed to Polluted Air. – Silva Fennica, vol. 15, No. 4, pp. 457-458.

Jim C.Y., Chen W.Y. 2008. Assessing the ecosystem service of air pollutant removal by urban trees in Guangzhou (China). – Journal of Environmental Management, vol. 88, pp. 665-676. Doi:10.1016/j.jenvman.2007.03.035.

Katainen H. S., Makinen E., Jokinen J., Karjalainen R., Kellomaki S. 1987. Effects of SO<sub>2</sub> on the photosynthetic and respiration rates on Scots pine seedlings. – Environmental Pollution, vol. 46, No. 4, pp. 241-251.

Korpilahti E. 1988. Photosynthetic Production of Scots Pine in Natural Environment. – Acta Forestalia Fennica, Helsinki, No. 202, pp. 1.

Krantev A., Yordanova R., Janda T. 2008. Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants. – J. Plant Physiol., vol. 165, No. 9, pp. 920-931.

Noe S.M., Kimmel V., Hüve K., Copolovici L., Portillo-Estrada M., Ülle Püttsepp Ü., Jõgiste K., Niinemets Ü., Hörtnagl L., Wohlfahrt G. 2011. Ecosystem-

---

scale biosphere–atmosphere interactions of a hemiboreal mixed forest stand at Järvelja, Estonia. – *Forest Ecology and Management*, vol. 262, pp. 71-81. Doi:10.1016/j.foreco.2010.09.013.

Oleksyn J., Bialobok S. 1986. Net photosynthesis, dark respiration and susceptibility to air pollution of 20 European provenances Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) – *Environmental Pollution*, No. 3, pp. 287-302.

Richardson C. J., Sasek T. W., Fendick E. A. 1992. Implications of physiological responses to chronic air pollution for forest decline in the southeastern United States. – *Environmental Toxicology and Chemistry*, vol. 11, No. 8, pp. 1105-1114.

Schmitt U., Reotze M., Liese W. 1987. Raster elektronenmikroskopische Untersuchungen an Stomata von Fichten- und Tannennadeln nach Begasung und saurer Beregnung. – *European Journal of Forest Pathology*, vol. 17, No. 2, pp. 118-124.

Sha Ch., Wang T., Lu J. 2010. Relative Sensitivity of Wetland Plants to SO<sub>2</sub> Pollution. – *Wetlands*, vol. 30, pp. 1023-1030. Doi10.1007/s13157-010-0095-x.

Vassilev A. 2002. Physiological and agroecological aspects of cadmium interactions with barley plants: an overview. – *J. Central Eur. Agric.*, vol. 4, No. 1, pp. 65–74.

## References

Barakhtenova L.A., Nikolaevskii V.S. 1988. *Vliianie sernistogo gaza na fotosintez rastenii* [The effect of sulfur dioxide on plant photosynthesis]. Novosibirsk, Science, 86 p.

Bolondinskii V.K. 2007. Sezonnyi khod SO<sub>2</sub>-gazoobmena khvoi raznogo vozrasta sosny obyknovennoi v usloviakh iuzhnoi Karelii [Seasonal course of CO<sub>2</sub>-gas exchange of pine needles of different age Scots pine in southern Karelia]. *Bioraznoobrazie, okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie rastitel'nykh resursov Severa. Materialy XI Perfil'evskikh nauchnykh chtenii* [Proceedings of the XI Panfilovskij scientific conference "Biodiversity, protection and rational use of plant resources of the North"]. Arkhangel'sk, vol. 2, pp. 123-129.

Bolondinskii V.K. 2012. Reguliatsiia SO<sub>2</sub>-gazoobmena u sosny obyknovennoi v period intensivnogo rosta pobegov [Regulation of the CO<sub>2</sub> gas exchange of Scots pine in the period of intensive growth of shoots]. *Materialy IV-i Vseros. nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Ekologicheskie problemy severnykh regionov i puti ikh resheniia»* [Materials IV-th all-Russia. scientific conference with international participation "Ecological problems of Northern regions and ways of their solution"]. Apatity, pp. 35-39.

Bolondinskii V.K., Kaibiiainen L.K. 2003. Dinamika fotosinteza v sosnovykh drevostoiakh [Dynamics of photosynthesis in pine stands]. *Fiziologiya rastenii – Plant Physiology*, vol. 50, no. 1, pp. 105-114.

---

Bolondinskii. V.K. 2010a. Izuchenie vodnogo rezhima i fotosinteza u sosen, proizrastaiushchikh na territoriakh, podvergaiushchikhsia zagriazneniiu promyshlennymi polliutantami [Study of water regime and photosynthesis in pine trees growing on the territories exposed to contamination by industrial pollutants]. *Materialy IV-i Vseros. nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Ekologicheskie problemy severnykh regionov i puti ikh resheniia»* [Materials IV-th all-Russia. scientific conference with international participation “Ecological problems of Northern regions and ways of their solution”]. Apatity, pp. 50-53.

Bolondinskii. V.K. 2010b. Izuchenie svetovykh krivyykh fotosinteza u pobegov sosny obyknovnoi v tsenozakh, podvergaiushchikhsia zagriazneniiu promyshlennymi polliutantami [The study of light curves of photosynthesis in shoots of Scots pine in the cenoses exposed to contamination by industrial pollutants]. *Ekologicheskoe ravnovesie i ustoichivoe razvitie territorii* [Environmental balance and sustainable development of the area]. St. Petersburg, pp. 258-261.

*Vliianie promyshlennogo atmosfernogo zagriazneniia na sosnovye lesa Kol'skogo poluostrova.* [The influence of industrial atmospheric pollution on pine forests of Kola Peninsula]. 1990. St. Petersburg, 196 p.

Kaibiiainen L.K., Bolondinskii V.K., Sofronova G.I., Ialynskaia E.E. 2001. Monitoring fiziologicheskogo sostoiianiia drevesnykh rastenii v zonakh tekhnogennykh vozdeistvii [Monitoring the physiological state of woody plants in areas of technological interventions]. *V kn.: Bioekologicheskie aspekty monitoringa lesnykh ekosistem Severo-Zapada Rossii.* [In book: Bioecological aspects of monitoring forest ecosystems of the North-West of Russia]. Petrozavodsk, pp.100-114.

Kaibiiainen L.K., Bolondinskii V.K., Sazonova T.A., Sofronova G.I. 1995. Vodnyi rezhim i fotosintez sosny v usloviakh promyshlennogo zagriazneniia credy [Water regime and photosynthesis of Scots pine in conditions of industrial pollution]. *Fiziologiya rastenii – Plant Physiology*, vol. 42, no. 3, pp. 451-456.

Kramer P.D., Kozlovskii E.E. 1983. *Fiziologiya drevesnykh rastenii* [Physiology of woody plants]. Moscow, Forest industry, 462 p.

Lukina N.V., Nikonov V.V. 1993. Pogloshchenie aerotekhnogennykh zagriaznitelei rasteniiami sosniakov na Severo-Zapade Kol'skogo poluostrova [Absorption of aerial technogenic pollutants by plants of pine forests in the North-West of the Kola Peninsula]. *Lesovedenie – Silviculture*, no. 6, pp. 34-41.

Nikonov V.V., Zaitseva I.V., Kobiakov K.N., Smirnov D.Iu., Lukina N.V., Petrov V.N. 2004. Korennye (starovozrastnye) lesa Murmanskoi oblasti [Native (old-growth) forests in Murmansk region]. *V kn.: Prirodopol'zovanie v Evro-Arkticheskom regione: opyt KhKh v. i perspektivy* [In the book: Nature management in the Euro-Arctic region: experience of the XX century and perspectives]. Apatity, pp. 64-82.

*O sostoianii i ob okhrane okruzhaiushchei sredy Murmanskoi oblasti v 2013 g.* [Status and protection of the environment in Murmansk region in 2008]. Available at: <http://mpr.gov-murman.ru/upload/iblock/da1/2013.pdf> (accessed 22 May 2017).

Spakhova A. S., Riazantseva L. A. 1978. Povrezhdaemost' nekotorykh drevesnykh rastenii sernistym gazom [Damaging of some woody plants of sulphur dioxide]. *Fiziologiya rastenii – Plant Physiology*, vol. 25, no. 2, pp. 407-409.

Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V. 2014. *Tiazhelye metally i rasteniia* [Heavy metals and plants]. Petrozavodsk, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, 196 p.

Iarmishko V.T. 1997. *Sosna obyknovennaia i atmosfernoie zagriaznenie na Evropeiskom Severe* [Scot pine and atmospheric pollution in the European North]. St. Peterburg, 210 p.

Amundson R. G., Walker R. B., Legge A. H. 1986. Sulphur gas emissions in the boreal forest: the West Whitecourt Case Study. VII. Pine tree physiology – Water, Air and Soil Pollution, vol. 29, No. 2, pp. 129-147.

Boyer J. N., Houston D. B., Jensen K. F. 1986. Impacts of chronic SO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>, and SO<sub>2</sub> + O<sub>3</sub> exposures on photosynthesis of *Pinus strobus* clones. – *European Journal of Forest Pathology*, vol. 16, No. 5/6, pp. 293-299.

Bytnerowicz A., Omasa K., Paoletti E. 2007. Integrated effects of air pollution and climate change on forests: A northern hemisphere perspective. – *Environmental Pollution*, vol. 147, pp. 438-445. Doi:10.1016/j.envpol.2006.08.028.

Cape J.N., Foxler D. 1981. Changes in Epicuticular Wax of *Pinus sylvestris* Exposed to Polluted Air. – *Silva Fennica*, vol. 15, No. 4, pp. 457-458.

Jim C.Y., Chen W.Y. 2008. Assessing the ecosystem service of air pollutant removal by urban trees in Guangzhou (China). – *Journal of Environmental Management*, vol. 88, pp. 665-676. Doi:10.1016/j.jenvman.2007.03.035.

Katainen H. S., Makinen E., Jokinen J., Karjalainen R., Kellomaki S. 1987. Effects of SO<sub>2</sub> on the photosynthetic and respiration rates on Scots pine seedlings. – *Environmental Pollution*, vol. 46, No. 4, pp. 241-251.

Korpilahti E. 1988. Photosynthetic Production of Scots Pine in Natural Environment. – *Acta Forestalia Fennica*, Helsinki, No. 202, pp. 1.

Krantev A., Yordanova R., Janda T. 2008. Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants. – *J. Plant Physiol.*, vol. 165, No. 9, pp. 920-931.

Noe S.M., Kimmel V., Hüve K., Copolovici L., Portillo-Estrada M., Ülle Püttsepp Ü., Jõgiste K., Niinemets Ü., Hörtnagl L., Wohlfahrt G. 2011. Ecosystem-scale biosphere-atmosphere interactions of a hemiboreal mixed forest stand at Järvselja, Estonia. – *Forest Ecology and Management*, vol. 262, pp. 71-81. Doi:10.1016/j.foreco.2010.09.013.

Oleksyn J., Bialobok S. 1986. Net photosynthesis, dark respiration and susceptibility to air pollution of 20 European provenances Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) – *Environmental Pollution*, No. 3, pp. 287-302.

---

Richardson C. J., Sasek T. W., Fendick E. A. 1992. Implications of physiological responses to chronic air pollution for forest decline in the southeastern United States. – *Environmental Toxicology and Chemistry*, vol. 11, No. 8, pp. 1105-1114.

Schmitt U., Reotze M., Liese W. 1987. Raster elektronenmikroskopische Untersuchungen an Stomata von Fichten- und Tannennadeln nach Begasung und saurer Beregnung. – *European Journal of Forest Pathology*, vol. 17, No. 2, pp. 118-124.

Sha Ch., Wang T., Lu J. 2010. Relative Sensitivity of Wetland Plants to SO<sub>2</sub> Pollution. – *Wetlands*, vol. 30, pp. 1023-1030. Doi10.1007/s13157-010-0095-x.

Vassilev A. 2002. Physiological and agroecological aspects of cadmium interactions with barley plants: an overview. – *J. Central Eur. Agric.*, vol. 4, No. 1, pp. 65–74.

Статья поступила в редакцию: 23.06.2017 г.

После переработки: 13.08.2017 г.