

Влияние загрязнения воздуха на экофизиологические показатели сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в урбоэкосистемах Южной Сибири

© 2021. Н. В. Пахарькова¹, к. б. н., доцент, А. Д. Шкарубо², к. г. н., с. н. с., Г. А. Сорокина¹, к. б. н., доцент, Н. А. Гаевский¹, д. б. н., профессор, Ю. С. Григорьев¹, к. б. н., профессор, О. П. Калякина¹, к. х. н., доцент, А. А. Шубин¹, к. х. н., доцент, М. А. Полосухина¹, аспирант, инженер,

¹Сибирский федеральный университет, 660041, Россия, г. Красноярск, пр. Свободный, д. 79/10,

²Эстонский университет наук о жизни, 51006, Эстония, г. Тарту, ул. Креуцвалди, д. 1,

e-mail: npakharkova@sfu-kras.ru

Данная работа посвящена анализу реакции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на загрязнение воздуха в условиях города и пригорода. Одним из наиболее надёжных тестов на глубину зимнего покоя является измерение концентрации абсцизовой кислоты в хвое. Альтернативный метод определения глубины зимнего покоя основан на измерениях термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции хлорофилла (ТИНУФ). Проведённые исследования показали, что глубина зимнего покоя *P. sylvestris* и *P. obovata* очень чувствительна к загрязнению воздуха. В загрязнённых районах, в конце зимы и ранней весной, выход из состояния покоя контролируется только низкими температурами и может быть легко вызван первыми оттепелями или даже небольшими повышениями температуры в дневное время. В такой ситуации функции фотосинтеза и транспирации полностью восстановятся, а отрицательные температуры в одну из следующих ночей приведут к повреждению и высыханию хвои. Наши данные показывают, что деревья, растущие в промышленных зонах, легче выходят из покоя и больше подвержены влиянию поздних зимних или весенних заморозков. В городских условиях риск травм от замерзания еще выше из-за ранних весенних тёплых периодов, связанных с эффектом острова тепла. Изученные параметры более стабильны для *P. sylvestris*, что говорит о том, что она менее чувствительна к загрязнению воздуха и колебаниям температуры, чем *P. obovata*, и поэтому представляет собой лучший выбор для проектов озеленения городских территорий.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, флуоресценция хлорофилла, абсцизовая кислота.

Influence of air pollution on the ecophysiological parameters of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in the urban ecosystems of Southern Siberia

© 2021. N. V. Pakharkova¹ ORCID: 0000-0003-0377-3263¹

A. D. Shkaruba² ORCID: 0000-0003-2536-2123², G. A. Sorokina¹ ORCID: 0000-0003-1758-9993¹

N. A. Gaevskiy¹ ORCID: 0000-0002-3747-9858¹, Yu. S. Grigoriev¹ ORCID: 0000-0003-4324-0728¹

O. P. Kalyakina¹ ORCID: 0000-0001-5113-6555¹, A. A. Shubin¹ ORCID: 0000-0001-9477-9809¹

M. A. Polosukhina¹ ORCID: 0000-0002-7898-819X¹

¹Siberian Federal University, 79/10, Svobodny Prospekt, Krasnoyarsk, Russia, 660041,

²Estonian University of Life Sciences, 1, Kreutzwaldi, Tartu, Estonia, 51006,

e-mail: npakharkova@sfu-kras.ru

This research aims towards a better understanding of the responses of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and the Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) to air pollution stress in urban and semi-urban conditions. One of the most reliable tests for the depth of winter dormancy is measuring the concentration of abscisic acid in needles. An alternative method for determining the depth of winter dormancy is based on the measurements of heat-induced changes in chlorophyll

fluorescence. Our research confirms that the depth of winter dormancy of *P. sylvestris* and *P. obovata* is highly sensitive to air pollution stress. In polluted environments, in late winter and early spring, the final release from dormancy is controlled only by low temperatures and it can be easily triggered by the first warm period or even a quick daytime thawing. Our data demonstrate that the trees growing in industrial areas are easier to release from dormancy and to be affected by late winter or spring frost. In urban environments, the risk of frost injuries is even higher due to early spring warm spells associated with the heat island effect. *P. sylvestris* is less susceptible to air pollution and temperature fluctuations than *P. obovata*, and therefore represents a better choice for urban forestry projects.

Keywords: air pollution, *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, chlorophyll fluorescence, abscisic acid.

Хвойные растения уязвимы к загрязнению воздуха [1–5], однако они широко распространены в городских лесах и парках Северной Евразии и Северной Америки. Хотя существует большая литературная база по их экологическим особенностям в урбанизированных средах [6–15], некоторые аспекты экологии хвойных растений остаются недостаточно изученными. Это такие аспекты, как взаимосвязь между загрязнением окружающей среды, фотосинтетической активностью, преждевременным прекращением зимнего покоя и последующей дефолиацией, особенно в континентальном климате.

В статье рассматривается влияние загрязнения атмосферного воздуха городов на состояние сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Виды были отобраны из-за их широкого распространения в Сибири, а также и из-за их различий в экологии и уязвимости. *P. sylvestris* имеет низкую потребность в почвенной влаге и питательных веществах, её хвоя имеет ксероморфные особенности, способствующие адаптации растения к загрязнению воздуха, в то время как *P. obovata* более требовательна к экологическим условиям и, как известно, более чувствительна к воздушным токсикантам [16].

Для проведения данного исследования мы изучили фотосинтетическую активность и глубину зимнего покоя *P. sylvestris* и *P. obovata* в г. Красноярске (Россия) и его окрестностях. Город расположен в лесостепной зоне Южной Сибири. Загрязнение городской атмосферы в основном обусловлено диоксидом азота и диоксидом серы, а также бенз[а]пиреном, формальдегидом, взвешенными частицами и аммиаком [17].

Одним из наиболее надёжных методов определения глубины зимнего покоя является измерение концентрации абсцизовой кислоты (АБК) в хвое [18, 19]. Накопление АБК имеет решающее значение для растений, чтобы выжить при низких температурах в зимний период [20–22]. Из-за высокой стоимости расходных материалов, тесты АБК не доступны для многих лабораторий. Альтернативный

метод определения глубины зимнего покоя основан на измерениях термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции хлорофилла (ТИНУФ) [23–25]. Данный метод имеет несколько важных преимуществ перед тестами на основе АБК: самое главное, что он не требует химических расходных материалов и подготовки образцов, в то время как весь тест занимает всего 10 мин [25, 26]. В этом исследовании мы используем тесты АБК и ТИНУФ параллельно, что предполагает определение их сравнительной эффективности и применимости. Целью данной работы является оценка реакции сосны обыкновенной и ели сибирской на загрязнение воздуха в условиях города и пригорода на территории Южной Сибири.

Материалы и методы исследования

Образцы хвои были собраны с 2010 по 2018 гг. на двух участках отбора проб: ПП1, расположенном на западной (подветренной) окраине г. Красноярска (56°00'11,6" с. ш., 92°46'06,4" в. д.), и ПП2, расположенном в северо-восточной части города (56°03'40,6" с. ш., 92°57'37,6" в. д.). В качестве контрольного участка использовали ПП1 с его фоновым уровнем загрязнения почвы и низким уровнем загрязнения воздуха, а в качестве экспериментального – ПП2 с интенсивным движением транспорта, а также влиянием выбросов Красноярского алюминиевого завода и нескольких расположенных поблизости тепловых электростанций. Для анализа использовали одно-, двух- и трёхлетнюю хвою, собранную из средних частей крон здоровых 40-летних деревьев *P. sylvestris* и *P. obovata*. Для анализа реакции растений на загрязнение среды определяли элементный состав хвои, содержание хлорофиллов и АБК, а также кривые ТИНУФ в районах города с различным уровнем загрязнения воздуха.

Для количественного определения элементов (от Na до U в периодической таблице) промытые дистиллированной водой хвоинки высушивали, таблетировали (с добавлением борной кислоты в качестве связующего материала) [27] и анализировали методом

рентгенофлуоресцентной спектроскопии с использованием волнового дисперсионного спектроскопа ARL Advant'X и программного обеспечения UniQuant-5.

Образцы хвои для теста АБК были собраны в декабре (период глубокого покоя) и марте (период вынужденного покоя) с 2010 по 2018 гг. Они были проанализированы методом хромато-масс-спектрометрии [28] с использованием жидкостного хроматографа Agilent 1200. Хлорофилл экстрагировали из хвои ацетоном и количественно определяли спектрофотометрическим методом на приборе SPEKOL 1300 Analytik Jenna AG. Результаты были пересчитаны на сухую массу, высушивание проводили при 105 °С [29]. Температурную кривую нулевого уровня флуоресценции хлорофилла хвои регистрировали с помощью импульсно-модулированного флуориметра Junior-PAM (Walz, Германия). Хвою нагревали от 25 до 75 °С со скоростью 2,5 °С в мин с помощью нагревательного устройства, управляемого компьютером. Глубина зимнего покоя интерпретирова-

лась через показатель $R2$, являющийся частным между амплитудами низкотемпературного (около 50 °С) и высокотемпературного (около 70 °С) максимумов нулевого уровня флуоресценции хлорофилла. Ранее доказано, что $R2 < 1$ характерен для хвои древесных растений, вошедших в состояние зимнего покоя, в то время как $R2 > 1$ указывает на то, что растения активны [26]. Результаты были обработаны с использованием полнофункционального программного обеспечения WinControl. Статистическую обработку данных проводили с использованием программного обеспечения Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Химический состав хвои (табл.) наглядно демонстрирует различия в состоянии загрязнения воздуха в зонах отбора проб и описан в таблице. Концентрации Mg, Si, F, Al и Fe выше в хвое, собранной с ПП2.

Концентрация кальция в хвое ели соответственно выше у хвои 2- и 3-летнего

Таблица / Table

Концентрации элементов в хвое *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*, %
Element concentrations in needles of *Picea obovata* and *Pinus sylvestris*, %

Элемент Element	Возраст хвои, лет / Age of needles, years old	<i>P. obovata</i>		<i>P. sylvestris</i>	
		ПП1 SP1	ПП2 SP2	ПП1 SP1	ПП2 SP2
К	1	35,36±0,24	35,19±0,24	25,81±0,21	30,34±0,23
	2	25,54±0,22	22,90±0,21	27,44±0,22	22,71±0,21
	3	27,15±0,22	16,66±0,19	21,72±0,19	21,40±0,20
Ca	1	40,50±0,24	31,10±0,23	41,97±0,24	30,86±0,22
	2	46,34±0,25	53,31±0,25	43,60±0,25	35,79±0,24
	3	45,85±0,25	54,01±0,25	48,08±0,25	35,60±0,25
P	1	6,88±0,13	8,73±0,14	7,58±0,11	7,98±0,12
	2	7,29±0,13	4,43±0,10	6,88±0,13	7,13±0,13
	3	6,62±0,12	4,42±0,10	6,88±0,14	5,60±0,11
Si	1	2,55±0,08	4,86±0,11	1,77±0,06	7,21±0,14
	2	3,20±0,09	5,98±0,12	1,79±0,07	10,10±0,15
	3	3,57±0,09	8,69±0,14	1,91±0,04	10,30±0,13
Mg	1	2,64±0,08	4,34±0,10	3,35±0,08	4,13±0,09
	2	2,43±0,08	3,06±0,09	3,24±0,09	4,49±0,10
	3	2,42±0,08	3,36±0,09	2,58±0,05	3,99±0,08
S	1	4,25±0,10	3,73±0,09	6,55±0,11	5,88±0,11
	2	4,43±0,10	2,94±0,08	5,71±0,12	5,64±0,11
	3	4,22±0,10	3,16±0,09	5,99±0,10	5,95±0,12
Al	1	1,17±0,05	1,83±0,07	2,54±0,06	3,25±0,09
	2	1,27±0,06	1,79±0,07	3,32±0,90	4,16±0,10
	3	1,80±0,07	2,10±0,07	2,05±0,04	4,38±0,12
Fe	1	0,77±0,04	1,68±0,06	2,34±0,05	3,59±0,10
	2	1,03±0,05	1,95±0,07	1,64±0,06	5,05±0,11
	3	1,25±0,06	2,48±0,08	2,75±0,07	4,58±0,13
F	1	1,14±0,14	3,60±0,89	не определено not detected	0,81±0,49
	2	1,36±0,24	2,39±1,22		0,61±0,33
	3	2,56±1,01	3,10±1,26	1,74±0,76	3,00±1,45

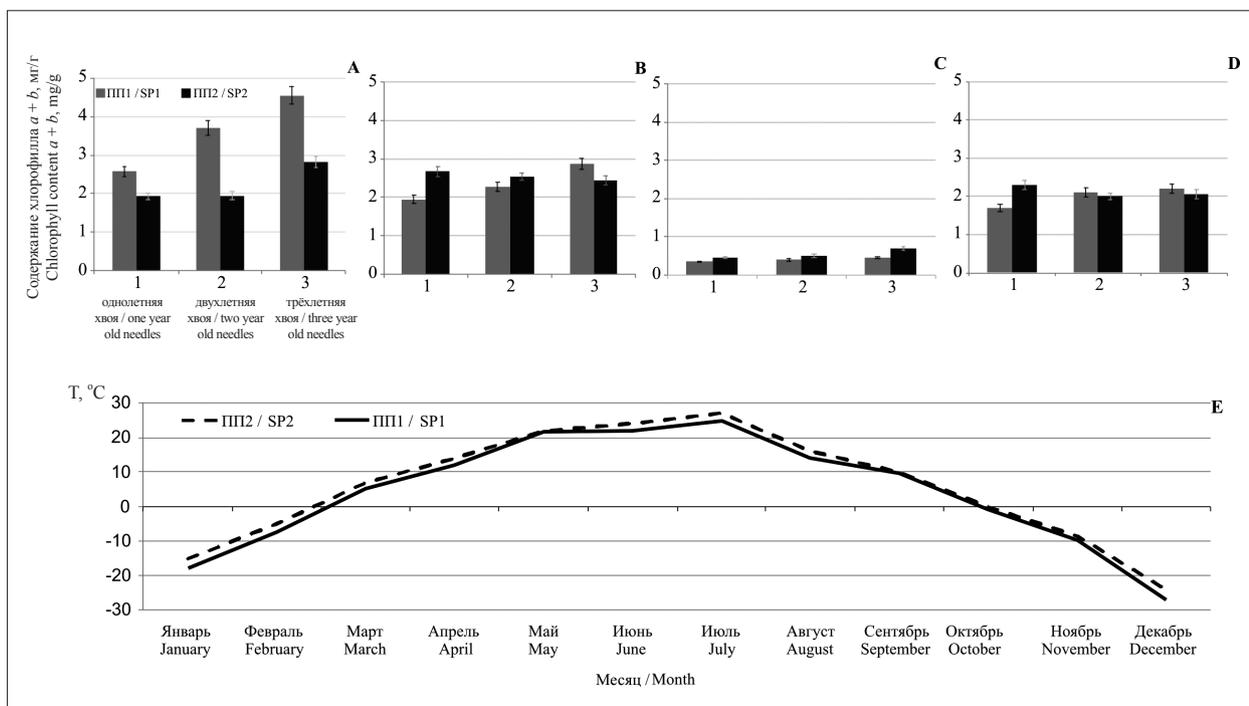


Рис. 1. Общая концентрация хлорофилла в хвое *P. sylvestris* (А – август, С – январь) и *P. obovata* (В – август, D – январь). Е – температура на ПП1 и ПП2. Вертикальные линии соответствуют стандартному отклонению ($n = 3$). Для всех образцов обнаружены достоверные различия ($p < 0,05$) концентрации хлорофилла

Fig. 1. Total chlorophyll concentrations in needles of the *P. sylvestris* (A for August, C for January) and *P. obovata* (B for August, D for January). E – temperature in SP1 and SP2. Error bars correspond to standard deviation ($n = 3$). Significant differences ($p < 0.05$) for chlorophyll concentrations are found for all the samples

возраста, чем у более молодых: средняя разница составляет 75% на ПП2 и 13% на ПП1. Концентрация фосфора в хвое ели уменьшается с возрастом на ПП2 (в 2 раза между 1- и 3-летней хвоей), тогда как на ПП1 значения концентрации практически одинаковы во всех возрастных группах. В хвое сосны концентрации кальция и фосфора следовали той же схеме, хотя и с менее значительными различиями между молодой и зрелой хвоей. *Pinus sylvestris* обладает большей экологической пластичностью и менее уязвима к загрязнению окружающей среды, чем *Picea obovata* [30]; воздействие загрязнения воздуха на еловую хвою больше, возможно, также из-за более шероховатой поверхности хвои, удерживающей больше загрязняющих веществ [2, 31]. Это имеет серьёзные последствия для изменения фотосинтетической активности, зимнего покоя и общей жизнедеятельности этих двух видов. Низкий уровень содержания серы и фосфора в хвое ели также является надёжным индикатором загрязнения воздуха. На ПП2 концентрации последовательно ниже, чем на ПП1, что может быть связано с метаболическими нарушениями [32], особенно в сочетании с повышенной концентрацией

кальция, которая известна как показатель преждевременного старения хвои в условиях загрязнения воздуха [14]. На рисунке 1 показана сезонная динамика концентраций хлорофилла в хвое ели и сосны из зон отбора проб. В летнее время хвоя *P. sylvestris* на ПП1 имела более высокий уровень хлорофилла, чем на ПП2, в то время как у *P. obovata* были примерно одинаковые уровни в обеих областях, с более высокими концентрациями, найденными в молодой хвое. Зимой хвоя *P. obovata* на ПП2 содержала больше пигментов, чем на ПП1, причём более высокие концентрации были обнаружены в хвое текущего года. Хвоя *P. sylvestris*, собранная на ПП2 зимой, также содержала больше пигментов, чем на ПП1. Зимой оба вида (в особенности *P. sylvestris*) имели в целом более низкие уровни хлорофилла по сравнению с летом, что согласуется с наблюдениями из других географических районов [33–36]. Различия в содержании хлорофилла в хвое сосны и ели на пробных площадях по возрастным группам также соответствуют этой схеме; например, повышенные уровни хлорофилла зимой на ПП2 могут возникать из-за неполного перехода хвойных деревьев в состояние зимнего

покоя, которое часто задерживается или прерывается в загрязнённых районах, особенно в случае *P. obovata*, с его в целом более слабым зимним покоем [23] и большей уязвимостью к загрязнению воздуха.

На ПП1 оба вида демонстрируют медленное, но последовательное увеличение концентрации хлорофилла от молодой до зрелой хвои (более значительное для сосны). Рисунок 2 показывает, что в декабре на ПП1 средние уровни АБК в хвое *P. sylvestris* всего на 10% выше, чем в *P. obovata*, в то время как на ПП2 эта разница достигает 30%. По сравнению с деревьями, растущими на ПП1, на ПП2 хвоя имеет более низкие уровни АБК; разница составляет 2,2 для *P. sylvestris* и 2,7 раза для *P. obovata*.

Уровни АБК снижаются с переходом хвойных деревьев из фазы глубокого покоя в фазу вынужденного покоя. В феврале на ПП1 средний уровень АБК в хвое *P. obovata* составляет 1,46 мкг/г, а в хвое *P. sylvestris* – 1,61 мкг/г; на ПП2 концентрации составляют всего 0,55 и 0,72 мкг/г. Из-за высокой изменчивости данных различия в весенний период между двумя видами и участками отбора проб не являются статистически значимыми. Из-за большей доступности тестов ТИНУФ по сравнению с АБК, мы смогли взять больше образцов и сделать больше измерений, описывающих динамику зимнего покоя. На рисунке 2 показано, что на обеих пробных площадях *P. obovata* имела более короткий зимний период покоя по сравнению с *P. sylvestris*. В то же время оба вида на ПП1 вступают в состояние зимнего покоя раньше и восстанавливаются после него позже, чем на ПП2. Однако значительных температурных различий между площадками не обнаружено (рис. 1 Е).

В нашем эксперименте побеги, собранные на ПП2, выходили из состояния покоя на день раньше, чем собранные на ПП1 (*P. sylvestris* на пятый и шестой день после начала эксперимента, а *P. obovata* на четвёртый и пятый дни). Эксперимент показал, что у 3-летней хвои покой нарушался раньше, чем у более молодых. На рисунке 2 также показано, что более зрелая хвоя *P. obovata* легче выходит из покоя по сравнению с хвоей *P. sylvestris* того же возраста. Наши исследования подтверждают, что глубина зимнего покоя *P. sylvestris* и *P. obovata* очень чувствительна к загрязнению воздуха. Хвоя обоих видов, собранная до начала зимы, обычно имела более низкий уровень АБК на ПП2 по сравнению с ПП1. Измерения уровней АБК и R2 (рис. 2) также

показывают, что, независимо от возраста, хвоя сосны и ели часто не может войти в состояние глубокого покоя под воздействием стресса загрязнения воздуха (или этот переход может быть существенно задержан и/или состояние глубокого покоя может преждевременно закончиться). В загрязнённых средах зимой и в начале весны выход из покоя контролируется только низкими температурами [33, 37], и он может быть легко вызван первыми оттепелями или даже положительными дневными температурами. В такой ситуации фотосинтетическая и транспирационная функции полностью восстанавливаются, а морозные условия, возвращающиеся в одну из следующих ночей, приведут к повреждению хвои и даже её усыханию.

Будучи более восприимчивым к загрязнению воздуха в целом, *P. obovata* в загрязнённых районах, по-видимому, более подвержена преждевременному прекращению зимнего покоя, чем *P. sylvestris*. Это подтверждается нашим экспериментом в лабораторных условиях, основанным на методе ТИНУФ. Проведённое исследование показало, что как АБК [21], так и ТИНУФ могут быть использованы в качестве достоверных показателей зимнего покоя *P. sylvestris* и *P. obovata* в условиях города и пригорода на территории Южной Сибири.

Однако высокие концентрации АБК также обычно связаны с условиями дефицита воды, т. е. они могут быть вызваны засухой, образованием льда, засолением почвы и т. д. [20, 38]. В результате весной отмечалась повышенная концентрация АБК в активно фотосинтезирующей хвое (рис. 2А), что может быть обусловлено физиологической засухой, вызванной потерями воды из-за транспирации и ограниченным или отсутствующим переносом воды из мёрзлой почвы. Мы также отметили высокую изменчивость уровней АБК весной, что можно объяснить, например, неравномерной инсоляцией ветвей в кронах деревьев [22].

Такие неопределённости серьёзно сдерживают эффективность диагностики на основе АБК к концу зимы, когда хвойные деревья приближаются к стадии вынужденного покоя. В климатических условиях Южной Сибири это обычно происходит в январе для *P. obovata* и в феврале для *P. sylvestris*. В загрязнённых районах выход из покоя обычно начинается примерно на неделю раньше, в лабораторных экспериментах разница составляла не более 24 ч [23]. Диагностика ТИНУФ не подвержена неопределённостям, связанным с микроклиматом побегов и уровнем локального загрязнения хвои, так как основана на

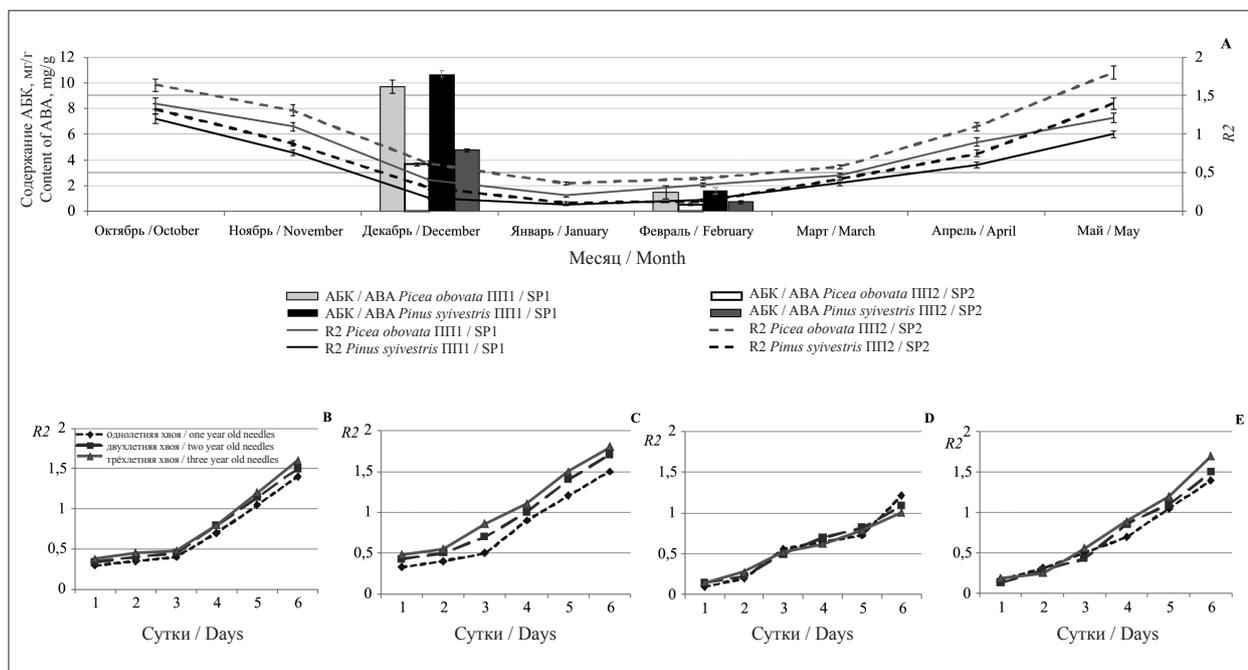


Рис. 2. Динамика $R2$ и концентрации абсцизовой кислоты в хвое (в пересчёте на сухую массу).
 А – динамика $R2$ и концентрации абсцизовой кислоты в хвое второго года жизни, вышедшей из покоя в условиях открытого грунта, показано среднее квадратичное отклонение ($n = 3$).
 В–Е – динамика $R2$ для хвои, вышедшей из покоя в лабораторных условиях (в феврале).
P. obovata: В – незагрязнённая пригородная зона (СП1); С – промышленная зона (СП2).
P. sylvestris: D – незагрязнённая пригородная зона (СП1); E – промышленная зона (СП2).

Fig. 2 Dynamics of $R2$ and concentrations of the abscisic acid in the needles (converted to the dry weight).
 А – Dynamics of $R2$ and concentrations of the abscisic acid in second-year needles released from dormancy in outdoor conditions Error bars show the standard deviation ($n = 3$).
 В–Е – Dynamics of $R2$ for the needles released from dormancy in indoor conditions (in February).
P. obovate: В – unpolluted periurban area (SP1); C – industrial area (SP2). *P. sylvestris*:
 D – unpolluted periurban area (SP1); E – industrial area (SP2).
 Significant differences ($p < 0.01$) are found for *P. sylvestris* and *P. obovata* (December)

структурных и физиологических свойствах фотосинтетического аппарата. Метод измерения ТИНУФ непосредственно указывает на состояние хвои, и поэтому может быть рекомендован для диагностики текущей глубины зимнего покоя, в то время как определение содержания АБК скорее количественно оценивает готовность войти в состояние покоя или нарушить его. Изменения пигментного комплекса хвои также может служить хорошим индикаторным признаком в условиях загрязнения воздушной среды, что согласуется с мнением других авторов [39].

Заключение

В климатических условиях Южной Сибири нарушение зимнего покоя при загрязнении воздуха представляет серьёзную угрозу для состояния деревьев *P. sylvestris* и *P. obovata*. Наши данные по изменению содержания АБК и параметра $R2$ показывают, что глубина зимне-

го покоя обоих видов сильно зависит от уровня загрязнения воздуха: деревья, растущие в промышленных районах, быстрее выходят из покоя и подвергаются воздействию поздних зимних или весенних заморозков. Проведённые исследования выявили, что деревья *P. sylvestris* менее чувствительны к загрязнению воздуха и колебаниям температуры, чем *P. obovata*, поэтому представляют собой лучший выбор для проектов озеленения городских территорий.

Работа выполнена при поддержке Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности № 2020061906506.

References

1. Kord B., Mataji A., Babaie S. Pine (*Pinus eldarica* Medw.) needles as indicator for heavy metals pollution // International Journal of Environmental Science and Technology. 2010. No. 7. P. 79–84. doi: 10.1007/BF03326119

2. Pridacha V.B., Sazonova T.A., Talanova T.Y., Ol'chev A.V. Morphophysiological responses of *Pinus sylvestris* L. and *Picea obovata* Ledeb. to industrial pollution under conditions of North western Russia // Russian Journal of Ecology. 2011. V. 42. No. 1. P. 22–29. doi: 10.1134/S1067413611010073
3. Rodriguez J.H., Wannaz E.D., Pignata M.L., Fangmeier A., Franzaring J. Fluoride biomonitoring around a large aluminium smelter using foliage from different tree species // CLEAN – Soil, Air, Water. 2012. No. 40. P. 1315–1319. doi: 10.1002/clen.201100584
4. Rucandio M.I., Petit-Domínguez M.D., Fidalgo-Hijano C., García-Giménez R. Biomonitoring of chemical elements in an urban environment using arboreal and bush plant species // Environmental Science and Pollution Research. 2011. V. 18. No. 1. P. 51–63. doi: 10.1007/s11356-010-0350-y
5. Sawidis T., Breuste J., Mitrovic M., Pavlovic P., Tsigaridas K. Trees as bioindicator of heavy metal pollution in three European cities // Environmental Pollution. 2011. V. 159. No. 12. P. 3560–3570. doi: 10.1016/j.envpol.2011.08.008
6. Juknys R., Vencloviene J., Stravinskiene V., Augustaitis A., Bartkevicius E. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growth and condition in a polluted environment: from decline to recovery // Environmental Pollution. 2003. V. 25. No. 2. P. 205–212. doi: 10.1016/S0269-7491(03)00070-8
7. Kayama M., Quoreishi A.M., Kitaoka S., Kitahashi Y., Sakamoto Y., Maruyama Y., Kitao M., Koike T. Effects of deicing salt on the vitality and health of two spruce species, *Picea abies* Karst., and *Picea glehnii* Masters planted along roadsides in northern Japan // Environmental Pollution. 2003. V. 124. No. 1. P. 127–137. doi: 10.1016/s0269-7491(02)00415-3
8. Kume A., Hanba Y.T., Nakane K., Sakurai N., Sakugawa H. Seasonal changes in needle water content and needle ABA concentration of Japanese red pine, *Pinus densiflora*, in declining forests on Mt. Gokurakuji, Hiroshima prefecture, Japan // Journal of Plant Research. 2006. V. 119. No. 3. P. 231–238. doi: 10.1007/s10265-006-0265-3
9. Swidrak I., Gruber A., Kofler W., Oberhuber W. Effects of environmental conditions on onset of xylem growth in *Pinus sylvestris* under drought // Tree Physiology. 2011. V. 31. No. 5. P. 483–493. doi: 10.1093/treephys/tpr034
10. Acquaviva R., Vanella L., Sorrenti V., Santangelo R., Iauk L., Russo A., Savoca F., Barbagallo I., Di Giacomo C. Biochemical modifications in *Pinus pinaster* Ait. as a result of environmental pollution // Environmental Science and Pollution Research Int. 2012. V. 19. No. 9. P. 3850–3858. doi: 10.1007/s11356-012-1030-x
11. Karolewski P., Giertych M.J., Oleksyn J., Żytkowiak R. Differential reaction of *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* and *Q. petraea* trees to nitrogen and sulfur pollution // Water Air Soil Pollution. 2005. V. 160. No.1–4. P. 95–108. doi: 10.1007/s11270-005-3941-3
12. Wuytack T., Samson R., Wuyts K., Adriaenssens S., Kardel F., Verheyen K. Do leaf characteristics of white willow (*Salix alba* L.), northern red oak (*Quercus rubra* L.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) respond differently to ambient air pollution and other environmental stressors? // Water Air Soil Pollution. 2013. V. 224. No. 8. P. 1635–1649. doi: 10.1007/s11270-013-1635-9
13. Wilczynski S. The variation of tree-ring widths of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) affected by air pollution // European Journal of Forest Research. 2006. V. 125. No. 3. P. 213–219. doi: 10.1007/s10342-005-0106-2
14. Liu N., Guan L.L., Sun F.F., Wen D.Z. Alterations of chemical composition, construction cost and payback time in needles of Masson pine (*Pinus massoniana* L.) trees grown under pollution // Journal of Plant Research. 2014. V. 127. No. 4. P. 491–501. doi: 10.1007/s10265-014-0638-y
15. Luo Z., Sun O.J., Xu W., Ge Q., Zheng J. Phenological responses of plants to climate change in an environment // Ecological Research. 2007. V. 22 No. 3. P. 507–514. doi: 10.1007/s11284-006-0044-6
16. Mori J., Hanslin H.M., Burchi G., Saebo A. Particulate matter and element accumulation on coniferous trees at different distances from a highway // Urban Forestry & Urban Greening. 2015. V. 14. No. 1. P. 170–177. doi: 10.1016/j.ufug.2014.09.005
17. Ministry of Ecology and Environmental Management of the Krasnoyarsk Territory [Internet resource] <http://krasecology.ru> (Accessed: 19.04.2021).
18. Havranek W.M., Tranquillini W. Physiological processes during winter dormancy and their ecological significance // Ecophysiology of Coniferous Forests / Eds. W.K. Smith, T.M. Hinckley. USA, San Diego: Academic Press, 1995. P. 95–124. doi: 10.1016/B9780-08-092593-6.50010-4
19. Li C., Viher -Aarnio A., Puhakainen T., Junttila O., Heino P. Ecotype-dependent control of growth, dormancy and freezing tolerance under seasonal changes in *Betula pendula* Roth. // Trees. 2003. No. 17. P. 127–132. doi: 10.1007/s00468-002-0214-2
20. Duan B., Yang Y., Lu Y., Li C., Korpelainen H., Berninger F. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata* // Journal of Experimental Botany. 2007. V. 58. No. 11. P. 3025–3036. doi: 10.1093/jxb/erm160
21. Feurtado J.A., Ambrose S.J., Cutler A.J., Ross A.R.S., Abrams S.R., Kermode A.R. Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* Dougl. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism // Planta. 2004. V. 218. No. 4. P. 630–639. doi: 10.1007/s00425-003-1139-8
22. Tanino K.K., Kalcsits L., Silim S., Kendall E., Gray G.R. Temperature-driven plasticity in growth cessation and dormancy development in deciduous woody plants: a working hypothesis suggesting how molecular and cellular function is affected by temperature during dormancy induction // Plant Molecular Biology. 2010. V. 73. No. 1–2. P. 49–65. doi: 10.1007/s11103-010-9610-y

23. Grigor'ev Y.S., Pakhar'kova N.V. Effect of industrial environmental pollution on winter dormancy in Scotch pine // Russian Journal of Ecology. 2001. No. 32. P. 437–439. doi: 10.1023/A:1012542403075
24. Pakharkova N.V., Kuzmina N.A., Kuzmin S.R., Efremov A.A. Morphophysiological traits of needles in different climatypes of Scots pine in provenance trials // Contemporary Problems of Ecology. 2014. V. 7. No. 1. P. 84–89. doi: 10.1134/S1995425514010107
25. Pakharkova N.V., Heilmeyer H., Gette I.G., Andreeva E.B., Grachev A.M., Gaevskiy N.A., Grigoriev Y.S. Quantitative characteristics of the phases of winter dormancy of conifer species at a site in Central Siberia // Revista Brasileira de Botanica. 2016. V. 39. No. 4. P. 1005–1014. doi: 10.1007/s40415-016-0298-3
26. Gaevskiy N.A., Sorokina G.A. A method for determining the depth of dormancy of woody plants // Certificate of authorship No. 1358843. Date of publication: 15.08.1987 (in Russian).
27. Arrora C.L., Bajwa M.S. Comparative study of some methods of oxidation of plant materials for elemental analysis // Current Science. 1994. V. 66. No. 4. P. 314–317.
28. Plant hormones: methods and protocols / Eds. S. Cutler, D. Bonetta. Humana Press, 2008. 152 p.
29. Lichtenthaler H.K. Chlorophyll and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. No. 148. P. 331–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1
30. Ewers F.W., Schmid R. Longevity of needle fascicles of *Pinus longaeva* (Bristlecone pine) and other North American pines // Oecologia. 1981. V. 51. No. 1. P. 107–115. doi: 10.1007/BF00344660
31. Trimbacher C., Weiss P. Norway spruce: a novel method using surface characteristics and heavy metal concentrations of needles for a large-scale monitoring survey in Austria // Water Air Soil Pollution. 2004. V. 152 No. 1–4. P. 363–386. doi: 10.1023/B:WATE.0000015368.95867.02
32. Sukhareva T.A., Lukina N.V. Mineral composition of assimilative organs of conifers after reduction of atmospheric pollution in the Kola Peninsula // Russian Journal of Ecology. 2014. V. 45. No. 2. P. 95–102. doi: 10.1134/S1067413614020088
33. Vogg G., Heirn R., Hansen J., Schafe C., Beck E. Frost hardening and photosynthetic performance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles. Seasonal changes in the photosynthetic apparatus and its function // Planta. 1998. V. 204. No. 2. P. 193–200. doi: 10.1007/s004250050246
34. Ottander C., Campbell D., Öquist G. Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris* // Planta. 1995. V. 197. No. 1. P. 176–183. doi: 0.1007/BF00239954
35. Verhoeven A.S., Adams Iii W.W., Demmig-Adams B. The xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress // Oecologia. 1999. V. 118. No. 3. P. 277–287. doi: 10.1007/s004420050728
36. Hansen J., Vogg G., Beck E. Assimilation, allocation and utilization of carbon by 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees during winter and early spring // Trees. 1996. V. 1. No. 2. P. 83–90. doi: 10.1007/PL00009659
37. Öquist G., Huner N. Photosynthesis of overwintering evergreen plants // Annual Review of Plant Biology. 2003. No. 54. P. 329–355. doi: 10.1146/annurev.arplant.54.072402.115741
38. Novikova G.V., Stepanchenko N.S., Nosov A.V., Moshkov I.E. At the beginning of the route: ABA perception and signal transduction in plants // Russian Journal of Plant Physiology. 2009. V. 56. No. 6. P. 727–741. doi: 10.1134/S1021443709060028
39. Tuzhilkina V.V. Effect of aerotechnogenic impact of pulp and paper production on the pigment complex of Scots pine // Theoretical and Applied Ecology. 2021. No. 1. P. 90–96 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-1-090-096