

ПЫЛЬЦА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СТРЕССА

© 2004 г. И. Н. Третьякова, Н. Е. Носкова

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, 36, Академгородок*

Поступила в редакцию 12.03.2002 г.

Стрессовые условия окружающей среды оказывают глубокое влияние на генеративные органы сосны обыкновенной. Параметры, характеризующие пыльцу сосны, подвержены очень сильным колебаниям по годам и тесно связаны с погодно-климатическими условиями в период формирования пыльцы. Воздушные загрязнители оказывают значительное влияние на качество пыльцы сосны, что особенно заметно в годы, благоприятные для формирования микроспор. Способность пыльцы у сосны обыкновенной прорасти и сформировать пыльцевые трубки в районах с различной техногенной нагрузкой оказалась сильно заниженной по сравнению с фоновыми древостоями.

Ключевые слова: пыльца, сосна обыкновенная, техногенное загрязнение, аномалии, прорастание и рост пыльцы, крахмал.

Техногенное загрязнение оказывает заметное влияние на состояние хвойных растений, вследствие чего остро встают проблемы сохранения и восстановления хвойных лесов в загрязненных районах, особенно вблизи городов. Сосна обыкновенная - один из основных лесообразователей Сибири - из-за высокой чувствительности к загрязнению широко применяется в качестве тест-объекта. При этом изучаются физиолого-биохимические процессы, идущие в вегетативных тканях (Фуксман и др., 1997; Фуксман, 1999), и прежде всего показатели фотосинтеза (Бучельников, 1998; Григорьев и др., 2001; Фомин и др., 2001). Исследуются морфологические признаки показателей роста хвои и побегов и их состояние ("Лесные экосистемы...", 1990; Аникеев и др., 2000; Третьякова и др., 2001), приводятся цитогенетические характеристики (Калаев, 2000; Шафикова, Калашник, 2000; Седельникова, Муратова, 2001), а также анализируются показатели генеративной сферы (Осколков, 1999; Федорков, 1999; Аникеев и др., 2000; Третьякова и др., 2001; Носкова и др., 2001).

Генеративная сфера сосны обыкновенной, формирующая будущее потомство, подвержена воздействию аэроплютантов. Атмосферные загрязнения оказывают влияние на жизнеспособность пыльцы, женские шишки, образование семян и их качество (Подзоров, 1965; Шкарлет, 1974; Антипов, Болотов, 1977; "Лесные экосистемы...", 1990; Осколков, 1999 и др.). Под действием пллютантов у сосны обыкновенной, как и у

других видов сосен, снижается качество пыльцы (Шкарлет, 1974; Федотов и др., 1983; Benoit et al., 1983; Keller, Beda, 1984; Федорков, 1991, 1999; Осколков, 1999). Однако имеются указания о том, что при низкой относительной влажности пыльца сосны может быть толерантной к воздушным загрязнителям (Houston, Dochinger, 1977; Benoit et al., 1983). В отдельных работах (Антипов, Болотов, 1977; Федорков, 1991) встречаются даже сведения о положительном влиянии загрязнителей на качество пыльцы. Таким образом, в литературе нет единого мнения о качестве формируемой пыльцы у сосны в условиях загрязнения.

В данной работе¹ приводятся результаты исследований пыльцы сосны обыкновенной, произрастающей в условиях экологического стресса одного из регионов Сибири - Красноярской лесостепи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали естественные древостой сосны обыкновенной, произрастающие в г. Красноярске и его окрестностях в районах с разным уровнем аэрогенного геохимического загрязнения ("Нормированный...", 1998, рис. 1):

а) Зона I - очень высокого, чрезвычайно опасного аэрогенного геохимического загрязнения -

¹ Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 99-04-48578).

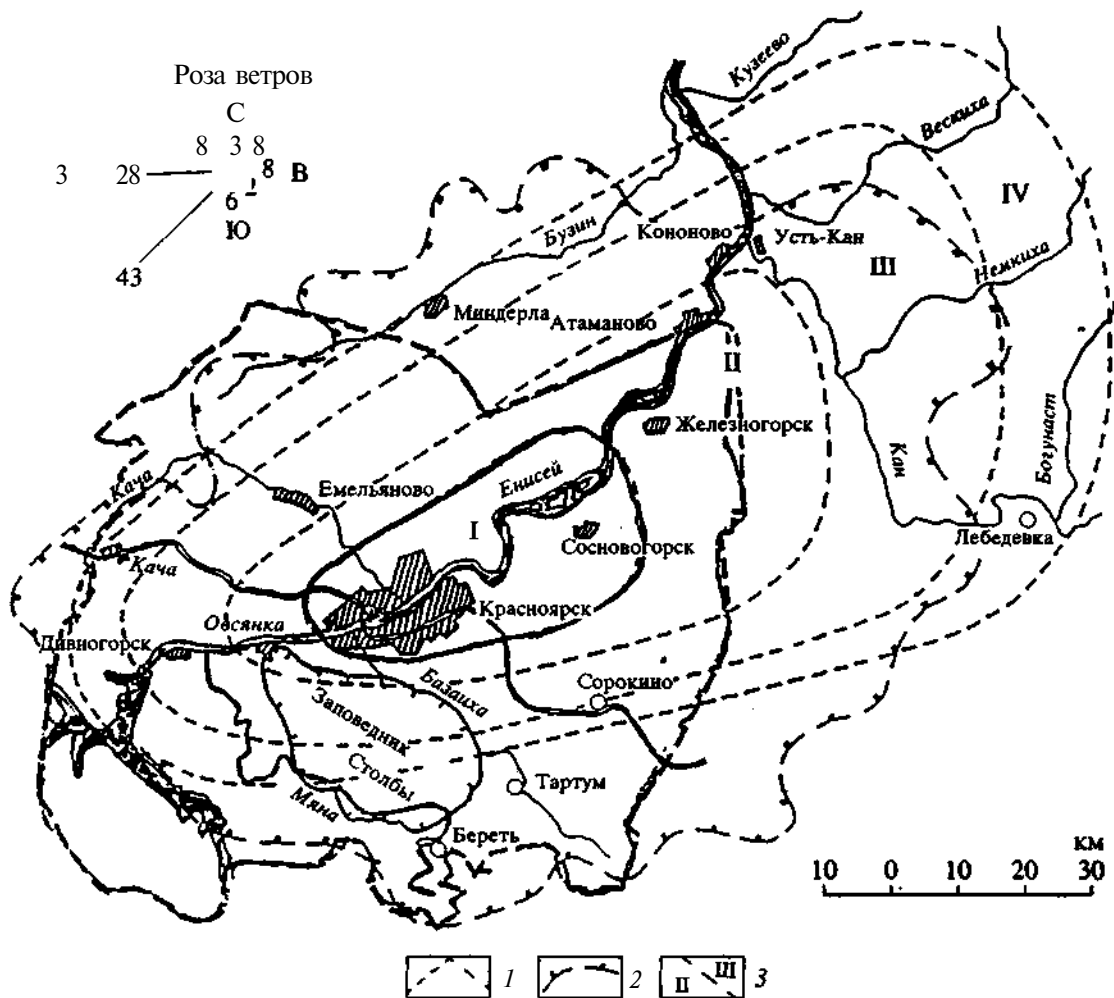


Рис 1. Нормированный по экологической опасности зональный ореол аэрогенного геохимического загрязнения Красноярской агломерации (ЦМС Красноярского УГМС, 1998 г.).

Зоны уровней загрязнения территории: I - очень высокого, чрезвычайно опасного (с модулем средней пылевой нг грузки P_0 более $800 \text{ кг/км}^2 \cdot \text{сут}$ и суммарными показателями загрязнения элементами - токсикантами Zn, W, Si, Mo, O, Sn, Co, Pb, Ni, Hg: снег - Zee более 256, почва - Zen более 128); II - высоко опасного ($P_0 = 625 \text{ кг/км}^2 \cdot \text{сут}$, Zee = 128-25* Zen = 32-128); III - среднего, умеренно опасного ($P_0 = 350 \text{ кг/км}^2 \cdot \text{сут}$, Zee = 64-128, Zen = 16-32); IV - низкой неопасного ($P_0 = 250 \text{ кг/км}^2 \cdot \text{сут}$, Zee = 1-64, Zen = 8-16). Б - п. Березовка; П - Парк им. Горького; А - Академгородок; ПГ - Погорельский ОЭП; БД - ст. Бадаложная.

Парк им. Горького (на рисунке - ПГ) и п. Березовка (Б).

б) Зона II - граница высокоопасного и среднего, умеренно опасного аэрогенного геохимического загрязнения - Академгородок (А).

в) Зона III - граница среднего, умеренно опасного и низкого неопасного аэрогенного геохимического загрязнения - Погорельский ОЭП (38 км от г. Красноярска, на рисунке - П).

г) Зона IV - фоновый древостой - ст. Бадаложная (БД)-

В 1999-2001 гг. со всех указанных древостоев собирали образцы пыльцы с 20-25 деревьев на каждом участке, на ст. Бадаложная только в 2001 г. В этом же году у сосны из Березовского древо-

стоя и Погорельского ОЭП собраны образцы пыльцы в разных возрастных группах: 60-70 91-93 года и более 100 лет.

На микропрепаратах определяли морфологические показатели пыльцы (длину и высоту ла и воздушных мешков), подсчитывали количество аномальных пыльцевых зерен. При анализе аномальной пыльцы учитывали процент об аномалий, частоту встречаемости незрелой, нерировавшей пыльцы и долю последней в об аномалиях. Форму пыльцевого зерна (морфогический анализ) определяли по отношениюны тела пыльцы (0 к высоте (А): $l/h > 1$, $l/h < 1$. Содержание крахмала в пыльце измеряли в растворе Люголя по интенсивности окрашивания в 3-бальной системе (Третьякова, 1991).

Морфометрические показатели пыльцы сосны обыкновенной в г. Красноярске и его окрестностях (над чертой $M \pm m$, мкм, под чертой - CV, %)

Место произрастания	Год	Тело		Воздушный мешок	
		высота	длина	высота	длина
Зона I (Центральный парк им. Горького)	1999	38.7 ± 1.80 70.0	42.3 ± 0.36 12.8	29.6 ± 0.39 20.1	23.8 ± 0.3 ; 21.7
	2000	40.5 ± 0.69 14.4	39.9 ± 0.61 12.8	32.6 ± 0.56 14.5	23.1 ± 0.7 ; 26.1
Зона I (п. Березовка)	1999	32.5 ± 0.81 27.7	40.7 ± 0.48 13.1	32.2 ± 0.45 15.6	32.4 ± 1.4 ; 49.2
	2000	39.8 ± 0.53 19.1	41.9 ± 0.42 14.4	32.9 ± 0.44 19.1	22.9 ± 0.31 ; 22.6
	2001	40.1 ± 0.44 3.8	41.8 ± 0.50 4.2	33.4 ± 0.32 3.3	25.5 ± 0.3 ; 8.4
Зона II (Академгородок)	1999	37.2 ± 0.42 12.6	42.1 ± 0.59 15.9	31.2 ± 0.43 15.4	25.2 ± 0.3 ; 15.6
	2000	42.3 ± 1.92 59.5	40.6 ± 0.48 15.3	33.0 ± 0.51 20.3	23.8 ± 0.8 ; 43.9
Зона III (Погорельский ОЭП)	2001	41.0 ± 0.43 3.0	40.5 ± 0.53 3.7	26.2 ± 0.45 4.8	35.2 ± 0.6 4.8

Прорастивали пыльцу в 15%-ном растворе сахара при температуре 26°C, через 7 дней учитывали число проросших пыльцевых зерен (%) и измеряли длину пыльцевых трубок (мкм). Исследования проводили на микроскопе МБИ-6. Статистическую обработку экспериментального материала проводили по общепринятой методике (Рокицкий, 1973), с использованием пакета прикладных компьютерных программ "Microsoft excel".

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пыление сосны. В окрестностях г. Красноярска пыление сосны обыкновенной наступает в конце мая-начале июня при сумме эффективных температур 224—253. 6 град.-дней: 1999 г. - со 2 по 9 июня, 2000 г. - с 10 по 14 июня, 2001 г. - с 25 по 31 мая. Формирование микроспор у сосны обыкновенной в 2000 г. проходило в условиях более затяжной холодной весны по сравнению с 1999 г., а в 2001 г. совпало с теплой и сухой погодой с ночными температурами выше 0° и дневными около 20°C.

Морфометрические характеристики пыльцы. Средние значения размеров пыльцы у сосны из разных пунктов произрастания в 1999-2001 гг. составили близкие величины. Однако в 1999 г. различия в размере пыльцы в зоне I и II были недостоверны ($P > 0.1$). У всех образцов пыльцы 2000 г. отмечалось (см. таблицу) увеличение размеров высоты тела пыльцевого зерна ($P < 0.001$).

Морфологический анализ пыльцы. При фологическом анализе были выделены три пыпы пыльцы по форме тела пыльцевого з $l/h > 1$, $l/h < 1$, $l/h = 1$. В образцах пыльцы 21 было отмечено увеличение числа пыльцевьрен с формой №<:c 14.2% и 16.9% в 1999 45.2% и 35.9% в 2000 г. в зоне I (Парк им. Гор п. Березовка соответственно), и с 14.3% (15 до 43.9% (2000 г., зона II) (рис. 2). Отдельные вья (№ 5Б, 6Б, 10Б - зона I и 7А - зона II) ф< ровали в 2000 г. преимущественно пыльцу ф $l/h < 1$. Следовательно, увеличение высоты пыльцевого зерна, отмеченное в 2000 г., пршло за счет увеличения количества пылы зерен формы $l/h < 1.3$ 2001 г. в Березовско!! востое (зона I) число пыльцевых зерен с пре данием высоты тела над его длиной оказало метно меньше, чем в 2000 г. Однако по сравн с 1999 г. этот показатель остается повыше! На территории зоны III в 2001 г. для деревь рактерна пыльца с преобладанием длины Tel высотой (см. рис. 2).

Аномалии пыльцы. Для сосны в 2000 г. х терен высокий процент аномальной пыльцы ковообразные, линзовидные и воротнич! формы, пыльцевые зерна с одним, тремя тырьмя воздушными мешками (рис. 3а), шую часть аномальных пыльцевых зерен с< ляла мелкая и незрелая, дегенерировавшая] ца (рис. 3б). У отдельных деревьев (№ 1Б и

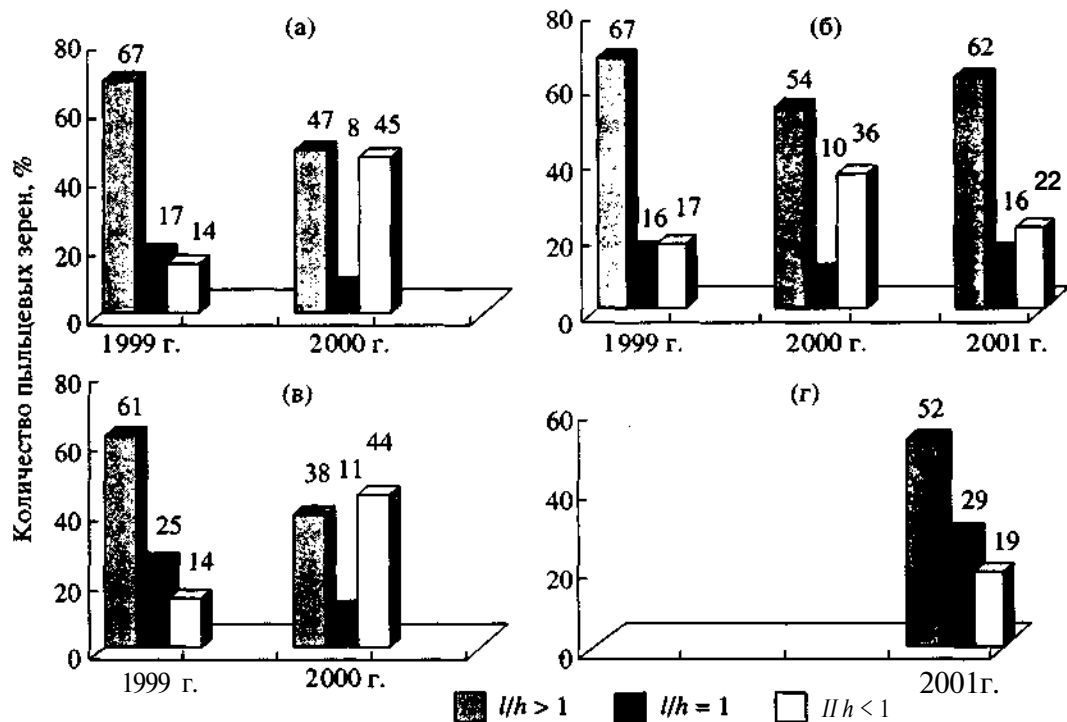


Рис. 2. Морфология пыльцы у сосны обыкновенной:
 а - Парк им. Горького; б - п. Березовка; в - Академгородок; г - Погорельский ОЭП.



Рис. 3. Аномалии пыльцы сосны обыкновенной.
 а: 1 - пыльцевое зерно с преобладанием высоты над длиной; 2 - пыльцевое зерно с тремя воздушными мешками; 3 - воротничковая форма пыльцевого зерна, вид сверху (слева) и со стороны, обратной апертуре (справа); 4,5 - пыльцевое зерно линзовидной формы в разных проекциях: 4 - со стороны аперттуры, вид слева, 5 - вид сверху (x350); б: 1 - микроспоры на стадии завершения формирования оболочек (x700); 2 - нормальное пыльцевое зерно; 3,4 - воздушные мешки не имеют парусности (не заполнены воздухом (3) или заполнены только частично (4)); 5 - тетрада неразшедших микроспор; 6 - пыльцевое зерно с неразвитым телом (ж 140).

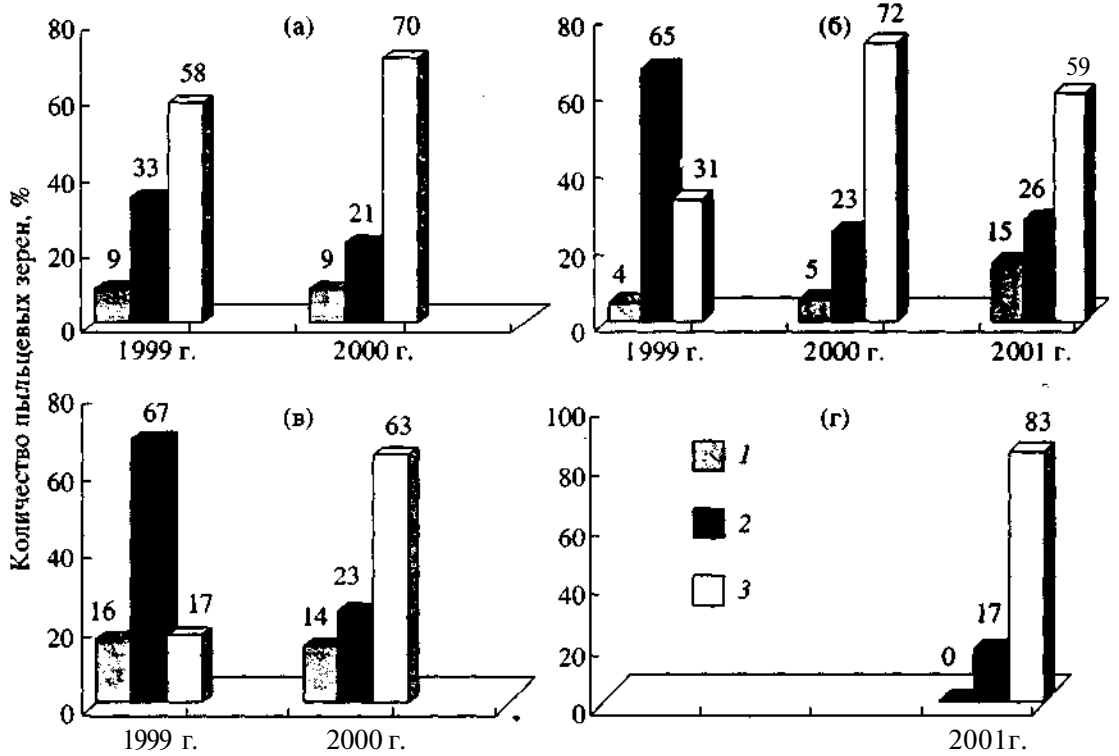


Рис. 4. Гистохимический тест на крахмал пыльцы сосны обыкновенной:

а - Парк им. Горького; б - п. Березовка; в - Академгородок; г - Погорельский ОЭП; 1 - сильное окрашивание, 2 - слабое окрашивание, 3 - отсутствие окрашивания.

Березовского древостоя, зона I) недоразвитая пыльца составляла 41.6% и 30.4%. У некоторых пыльцевых зерен воздушные мешки не имели парусности, т.е. не заполнялись воздухом или заполнялись только частично. В единичных случаях слияние двух мешков в один приводило к образованию воротничковых форм пыльцевого зерна (см. рис. 3а, 3). Указанные аномалии, а также наличие неразшедшихся микроспор (диады-тетрады) свидетельствуют о нарушениях в процессах развития мужского гаметофита.

В 2001 г. аномалии в морфологии и формировании пыльцевых зерен встречались значительно реже. Так, в зоне I (п. Березовка) аномалии пыльцы у отдельных деревьев - 30.8%, 21.1% и 26.5% (№ 1Б, 2Б, 3Б), а незрелая дегенерировавшая пыльца у тех же деревьев - 10.9%, 2.6% и 8.7% соответственно. Для всех образцов пыльцы этого года характерно присутствие гигантских гипертрофированных пыльцевых зерен, отмечено большое количество аномалий воздушных мешков (деформация, наличие трех-четырех воздушных мешков, кольцевидные формы).

Содержание крахмала в пыльце. Гистохимический тест на крахмал в 1999 г. показал умеренное его накопление в теле пыльцевого зерна во всех районах исследования. У пыльцы из Парка им. Горького (зона I) более половины пыльцевых

зерен не накапливали крахмал. В п. Березовке (зона I) и Академгородке (зона II) количество пыльцы, не содержащей крахмал, составил 17% соответственно (рис. 4а). В 2000 г. содержание крахмала в пыльце сосны у всех сравниваемых вариантов оказалось очень низким: б) пыльцевых зерен показали отрицательную реакцию на данный полисахарид во всех районах (рис. 4б). В 2001 г. отсутствие крахмала зарегистрировано у 50% пыльцы из зоны I (п. Березовка) 80% - из зоны III (Погорельский ОЭП).

Жизнеспособность пыльцы. Прорастив питательных средах пыльцы сосны обыкновенной собранной в Парке им. Горького (зона I) в 1999 г. также во всех исследуемых пунктах в 2000 г. было получено полное стерильное мужское гаметофит (рис. 5). При прорастивании такой пыльцы наблюдались только набухание и зернистость цитоплазмы в районе апертуры. Прорастание пыльцы в I районе зоны I (п. Березовка) в среднем составило 78.9%, в районе зоны II (Академгородок) - (рис. 5а). В 2001 г. показатели прорастания пыльцы оказались довольно низкими. В черте города показатели прорастания пыльцы в Парке им. Горького (зона I) составило 40% и в Академгородке (зона II) 47%. В п. Березовке (зона I) средние показатели прорастания пыльцы в группах деревьев разного возраста варьировали от 12.1% (90-93 года) и

(100-110 лет) до 21.5% (60-63 года). Отмечено слабое прорастание пыльцы из относительно чистого района (зона III) - 21.8% и из фонового древостоя (зона IV)-21.5%.

Показатели длины пыльцевых трубок при прорастании пыльцы сосны оказались также вариabельными. В 1999 г. средняя длина пыльцевых трубок составила высокую величину в зоне I (п. Березовка, 198.4 мкм) и в зоне II (Академгородок, 294.2 мкм). В этом же году четко прослеживается закономерное уменьшение длины пыльцевых трубок по градиенту загрязнения, причем различия достоверны (рис. 5б). Рост пыльцевых трубок в 2001 г. характеризуется невысокими показателями длины. В Парке им. Горького (зона I) длина пыльцевых трубок составила 87.5 мкм. Наиболее длинные пыльцевые трубки формировались у сосны, произрастающей в районе зоны II (Академгородок) - 105 мкм, и в фоновом древостое - 93.6 мкм. Для зоны III этот показатель оказался еще ниже - 31.8 мкм. При проращивании на питательных средах пыльцы из п. Березовки (зона I) формировались короткие пыльцевые трубки. С увеличением возраста деревьев отмечено уменьшение длины пыльцевых трубок: наиболее высокие значения показателя оказались у более молодых деревьев (60-63 года).

Приведенные выше данные свидетельствуют о низком качестве пыльцы у сосны обыкновенной в 2001 г. Пыльцевые зерна формировали более длинные пыльцевые трубки и лучше прорастали на питательных средах у сосны в зоне II и фоновом древостое.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования параметров (морфометрических и морфологических, показателей прорастания и роста, накопления крахмала) пыльцы сосны обыкновенной, произрастающей в г. Красноярске и его окрестностях, выявили высокую вариabельность показателей в зависимости от погодноклиматических условий года, степени загрязненности района произрастания, возраста деревьев, а у отдельных особей - в пределах одного места произрастания. Наименьшая изменчивость, как оказалось, характерна для показателей размеров пыльцевого зерна. Размеры длины тела пыльцевого зерна во всех районах исследования составили близкие величины и мало отличались от аналогичных величин у пыльцы из других мест произрастания (Третьякова, 1990; Осколков, 1998; Федорков, 1999). Лишь на южной границе ареала сосны (Южное Забайкалье) длина тела пыльцевого зерна, как и другие параметры размеров пыльцы, составила меньшую величину, особенно у деревьев с разного рода аномалиями - узкопирамидальная форма кроны, опухоли, полукарлики женского и вегетативного типа (Третьякова, 1990).

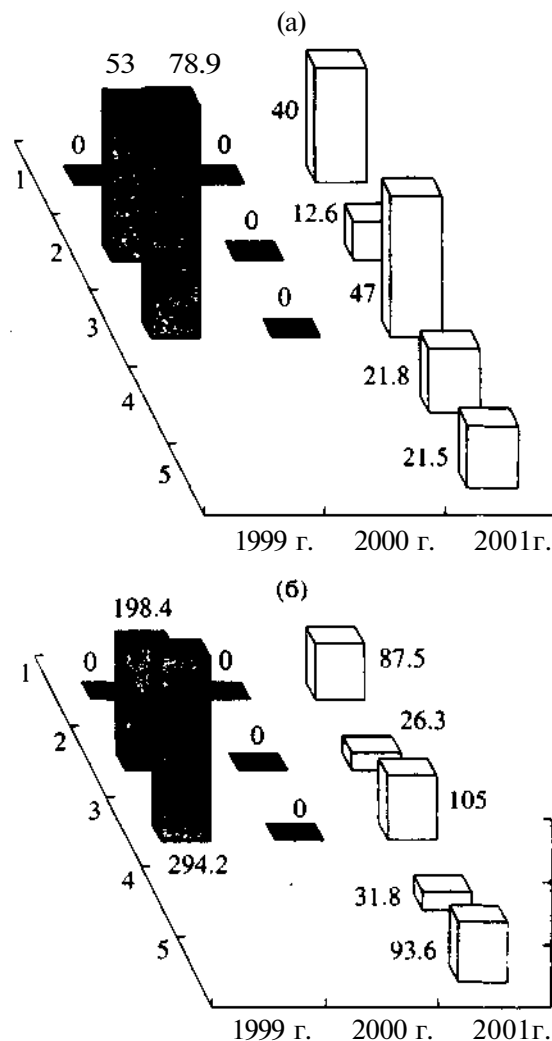


Рис. 5. Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок у сосны обыкновенной:
 1 - Парк им. Горького, 2 - п. Березовка, 3 - Академгородок, 4 - Погорельский ОЭП, 5 - ст. БадалоЖ

Анализ морфологических параметров пыльцы сосны обыкновенной в условиях экологического стресса г. Красноярска и его окрестностей позволил обратить внимание на то, что формирование стерильных пыльцевых зерен в образцах произрастающей во всех древостоях, и особенно сильно загрязненных районах, оказалась высокой: резко возросло количество пыльцы с преобладанием высоты тела над длиной (//). Образцы пыльцы с повышенной частотой встречаемости пыльцевых зерен выявленной \$ отличались образованием различного рода мутаций (воротничковые, линзовидные, форк-ла пыльцевого зерна, наличие одного, трех, четырех воздушных мешков и др.), а также от накопления (или полным отсутствием) крахмала в пыльцевых зернах.

Интересно отметить, что в экстремальных условиях произрастания сосны на северной и южной границе ее ареала, в районах геофизических аномалий (Третьякова, 1990) отношение длины тела пыльцевого зерна к высоте также приближается к единице. Это особенно хорошо прослеживалось у деревьев с отклонениями в процессе роста и развития, формирующих в большом количестве стерильную пыльцу. Приведенные выше данные морфологической характеристики пыльцевого зерна в г. Красноярске и его окрестностях, дефицит накопления крахмала в пыльце отражали способность ее прорасти на питательных средах. Изменение в морфоструктуре тела пыльцевого зерна и слабое накопление крахмала указывали на стерильность мужского гаметофита.

Качество пыльцы сосны обыкновенной связано с условиями ее произрастания. Полученные нами данные свидетельствуют о снижении прорастания пыльцевого зерна *in vitro* у сосны из загрязненных районов. Способность прорасти и образовывать пыльцевые трубки у пыльцы из районов с высокой техногенной нагрузкой оказалась значительно ниже по сравнению с контролем, что особенно заметно в благоприятные для репродукции года. Литературные данные в основном также свидетельствуют о снижении качества пыльцы у растений, в том числе и у сосны обыкновенной под действием техногенного фактора (Venoit et al., 1983; Федорков, 1991; Третьякова, Vagina, 2000 и др.). Установлено, что отрицательное воздействие воздушных поллютантов на жизнеспособность пыльцы усиливается в период выпадения туманов и кислых дождей (Сох, 1983, 1987; Третьякова, Бажина, 1999). Не исключено, что полное отсутствие прорастания пыльцы у сосны обыкновенной во всех районах г. Красноярска и его окрестностей в 2000 г. связано с обильным выпадением осадков в период, предшествующий пылению. и во время пыления сосны. Вероятно, влажная пыльца получает наиболее сильное воздействие со стороны воздушных поллютантов, и при ее попадании в микропиле семязачки она теряет способность к прорастанию. Вследствие этого женский гаметофит у сосны не развивается, и семязачки деградируют через один месяц после опыления (Третьякова, 1990).

Таким образом, стрессовые условия окружающей среды оказывают глубокое влияние на генеративные органы сосны обыкновенной. Параметры, характеризующие пыльцу, подвержены очень сильным колебаниям по годам и тесно связаны с погодными-климатическими условиями в период ее формирования. На качество пыльцы сильное влияние оказывает атмосферное загрязнение. В условиях техногенного загрязнения увеличивается число аномальной пыльцы, падает способность пыльцевых зерен накапливать крахмал. Способ-

ность прорасти и образовывать пыльцевые трубки у пыльцы из районов с высокой техногенной нагрузкой (зоны I, II) оказалась значимо ниже по сравнению с фоновым древостоем! особенно заметно в благоприятные годы развития пыльцы.

В целом пыльца сосны обыкновенной реагирует на условия экологического стресса и может служить биоиндикатором неблагоприятной экологической обстановки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникеев Д.Р., Бабушкина Л.Г., Зуева Г.В. Состояние репродуктивной системы сосны обыкновенной при техногенном загрязнении // Екатеринбург: Урал, государственная академия, 2000. 81 с.
- Антипов В.Г., Болотов Н.А. Отношение видов к загрязнению промышленными газами // Загрязнение лесоразведения и лесные культуры. Вып. 4. Воронеж: ВГУ, 1977. С. 15-21.
- Бучельников М.Л. Замедленная флуоресценция хлорофилла в биоиндикации воздушных загрязнений // Тез. докл. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1999.
- Григорьев Ю.С., Пахарькова Н.В., Рудь А.В. (Тестирование загрязнения водной и воздушной среды методом регистрации флуоресценции хлорофилла // Международная конференция "Экология биосферы, Дальнего Востока и Арктики" (ESFEA - Тез. докл. Томск, 2001. С. 330.
- Калаев В.Н. Цитогенетический мониторинг загрязнения окружающей среды с использованием растительных тест-объектов / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. 2000. 25 с.
- Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение // ред. Алексеева В.А. Л.: Наука. 1990. 200 с.
- Нормированный по экологической опасности загрязненный ореол аэрогенного геохимического загрязнения Красноярска и его окрестностей. Карта ЦМС Крайнего УГМС. Красноярск, 1998.
- Носкова Н.Е., Третьякова И.Н., Носков В.А., Иванова М., Болотов Н.И. Половая репродукция сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Международная конференция "Экология биосферы, Дальнего Востока и Арктики" (ESFEA - 2001) Тез. докл. Томск, 2001. С. 164.
- Осколков В.А. Качество пыльцы сосны обыкновенной в древостоях Приангарья при разном уровне загрязнения // Лесоведение. 1999. № 2. С. 16-21.
- Подзорнов Н.В. Влияние задымления воздуха на прорастание семян сосны обыкновенной // Лесное хозяйство. 1965. № 7. С. 47-49.
- Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. М.: Высшая школа, 1973. 320 с.
- Седельникова Т.С., Муратова Е.Н. Кариология и цитология *Pinus sylvestris* (Pinaceae) с "ведьминой шапкой", растущей на болоте // Бот. журн. 2001. Т. 76. № 12. С. 50-60.
- Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных. Новосибирск: Наука. 1990. 157 с.

Третьякова И.Н., Бажина Е.В. Качество пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах озера Байкал // Лесоведение. 1999. № 4. С. 30-38.

Третьякова И.Н., Носкова Н.Е., Смирнов А., Градович М. Форма кроны и пыльцевая диагностика - параметры стрессового состояния сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения г. Красноярска и его окрестностей // Мат-лы X международного симпозиума "Концепция гомеостаза: теоретические, экспериментальные и прикладные аспекты". Новосибирск: Наука, 2001. С. 148-152.

Федорков А.Л. Изменение в мужской генеративной сфере сосны при аэротехногенном загрязнении // Эколого-географические проблемы сохранения и восстановления лесов Севера. Архангельск, 1991. С. 296.

Федорков А.Л. Адаптация хвойных к стрессовым условиям Крайнего Севера. Екатеринбург: УРО РАН, 1999. 97 с.

Федотов И.С., Карабань Р.Т., Тихомиров Ф.А. и др. Оценка действия двуокиси серы на сосновые насаждения // Лесоведение. 1983. № 6. С. 23-27.

Фомин В.В., Шавнин С.А., Марина Н.В., Новоселова Г.Н. Неспецифическая реакция фотосинтетического аппарата хвои сосны на действие аэропромышленных загрязнений и затенения // Физиол. растений. 2001. Т. 48. № 5. С. 760-765.

Фуксман И.Л. Содержание а-пинена в хвое сосны как оптимальный индикатор состояния древостоев в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1999. № 4. С. 251-256.

Фуксман И.Л., Новицкая Л.Л., Ивонис И.Ю., Кашочкова Г.К., Чиненова Л.А. Влияние "кислотного дождя" на саженцы сосны обыкновенной // Экология. 1997. № 1. С. 3-8.

Шафикова Л.М., Калашник Н.А. Характеристика репродукции сосны при промышленном загрязнении // Лесоведение. 2000. № 2. С. 30-36.

Шкарят О. Б. Влияние дымовых газов на формирование репродуктивных органов сосны обыкновенной (на примере одного медеплавильного предприятия Урала) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1974. 27 с.

Benoit L.F., Scelly J., Moora L.D. The influence of ozone on pollen germination of *Pinus strobus* L. // Can. J. Forest Res. 1983. V. 13. № 1. P. 184-187.

Cox R.M. Sensitivity of forest plant reproduction to range transported air pollutants. In vitro and in vivo sensitivity of pollen to simulated acid rain // New Phytol. 1995. V. 95. P. 269-276.

Cox R.M. Natural variation in sensitivity of reproduction of boreal forest trees to acidity. In genetic effects of pollutants in forest tree populations // Proc. of the Joint Meeting of the IUFRO Working Parties "Genetic aspects of pollution and ecological genetics". Heidelberg, New London, Paris, Tokyo, Hong Kong: Springer-Verlag, 1987. P. 77-88.

Houston D.B., Dochinger L.S. Effect of ambient air pollution on cone seed and pollen characteristics in eastern white pines // Environment Pollut. 1977. V. 12. P. 1-5.

Keller T., Beda H. II Effect of SO₂ on the germination of pine pollen // Environment Pollut. 1984. V. 33. № 3. P. 237-1

Tretjakova I.N., Bagina E.V. Structure of crown as well as pollen and seed viability of fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in disturbed forest ecosystems of the Khamar-Daban Mts of Baikal lake // Ecologia (Bratislava). 2000. V. 19. P. 280-294.