

Биохимическая адаптация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к техногенному загрязнению

О. В. КАЛУГИНА, Т. А. МИХАЙЛОВА, О. В. ШЕРГИНА

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
E-mail: olignat32@inbox.ru

Статья поступила 31.05.2017

Принята к печати 19.07.2017

АННОТАЦИЯ

Изучены изменения комплекса биохимических показателей, отражающих нарушенность гомеостатического состояния и активность адаптационных реакций *Pinus sylvestris* L. в условиях техногенного загрязнения. О нарушении физиологического состояния деревьев, произрастающих в условиях избыточного накопления элементов-поллютантов, свидетельствует комплекс параметров: падение соотношения белковой и небелковой фракций азота в хвое на 52 %, уменьшение уровня общего фосфора и его кислоторастворимой фракции на 40 и 63 % соответственно, снижение концентрации углерода на 31 %, уменьшение количества хлорофилла *a* в расчете на массу одной хвоинки на 23 %, хлорофилла *b* – на 40 %, каротиноидов – на 42 %. Об активации защитных реакций сосны можно судить по возрастанию на 48 % содержания в хвое аскорбиновой кислоты, суммы водорастворимых фенольных соединений – на 29 %, увеличению соотношения Хл. *a*/Хл. *b* – на 35 %, соотношения зеленых пигментов к желтым – на 40 %, уровня водо- и спирторастворимых белков – на 40 и 30 % соответственно. Наибольшая активность компонентов биохимической защиты зафиксирована у деревьев, произрастающих вблизи Шелеховского промцентра, в выбросах которого велика доля фторидов и полициклических ароматических углеводородов (ПАУ).

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., техногенное загрязнение, биохимические показатели хвои, аскорбиновая кислота, фенольные соединения, азотистые вещества, фосфорные соединения, содержание углерода, фотосинтетические пигменты.

В условиях глобальных климатических изменений и локального воздействия негативных факторов происходит изменение состояния биосферы, нарушение естественного круговорота и баланса углерода, а также зольных элементов [Моисеев и др., 2004]. Важную роль в сохранении устойчивости биосферы играют лесные экосистемы. Они занимают одну треть часть поверхности суши, продуцируют ежегодно 2/3 первичной про-

дукции, аккумулируя в себе до 90 % всей наземной биомассы [Букштынов и др., 1981]. В лесах Байкальского региона, где сосредоточено около 16,7 % запасов древесины России и 41,5 % Сибирского федерального округа, резервы их продуктивности не реализуются в полном объеме из-за воздействия негативных факторов [Иванова, 2016]. В последние десятилетия одним из приоритетных антропогенных факторов, определяющих со-

стояние лесов в регионе, служит техногенное загрязнение. В условиях нерегулируемого привноса элементов-загрязнителей изменяется питательный статус древесных растений, нарушаются многие метаболические процессы. При этом наиболее опасно развитие окислительного стресса у деревьев, при котором внутри клеток образуется большое количество активных форм кислорода (АФК) с высокой окислительной способностью – свободных радикалов, нарушающих мембранные комплексы клетки, транспорт веществ и другие внутриклеточные реакции и ингибирующих ростовую активность [Чупахина и др., 2012].

Состояние древесных растений определяется защитно-адаптационными возможностями, существующими на разных уровнях организации. К важным диагностическим признакам, отражающим реакцию растений на воздействие техногенных выбросов и степень их адаптации к новым экологическим условиям, относится изменение ряда биохимических показателей, в том числе содержания в ассимиляционных органах фотосинтетических пигментов [Кирпичникова и др., 1995; Тужилкина, 2009; Чупахина и др., 2012], фенольных [Кавеленова и др., 2001; Фуксман и др., 2005; Шавнин и др., 2014], азотистых и фосфорных соединений [Судачкова, 1977; Новицкая, Чикина, 1980; Сергейчик и др., 1998; Koptsik et al., 2001]. Большое значение в адаптации растений имеет соотношение в листьях количества углерода и азота, оно характеризует направленность синтеза углеводных и азотсодержащих органических соединений [Пьянков и др., 2001; Grime et al., 2007]. Механизмом регулирования гомеостаза у растений в условиях техногенного загрязнения является также активация биохимической системы антиоксидантной защиты (АОС), включающая набор низкомолекулярных соединений и ферменты [Blokchina et al., 2003; Колупаев, Карпец, 2010; Чупахина и др., 2012; Foyer, Noctor, 2015]. Характер взаимодействия между этими двумя компонентами защитной системы зависит от вида растения, его онтогенетических особенностей и действующего негативного фактора [Полеская, 2007; Радюкина и др., 2011]. При этом одни исследователи в качестве более эффек-

тивной защиты метаболизма растений от АФК выделяют ферментативную систему [Zhang, Kirkham, 1994; Еремченко и др., 2014], другие – низкомолекулярные антиоксиданты [Blokchina et al., 2003].

Исследователями изучена активность показателей, входящих в состав защитной системы древесных растений, в условиях засоления, засухи, действия низкой температуры, затопления корневой системы, вирусных инфекций, фитоценотического стресса [Скулачев, 1998; Плаксина и др., 2009; Судачкова и др., 2012; Милютин и др., 2013]. В последние годы в литературе все чаще появляются публикации, связанные с изучением изменения биохимических показателей древесных растений, произрастающих в условиях техногенного загрязнения [Марина и др., 1994; Гарифзянов, 2011; Гарифзянов, Иванищев, 2011; Голдобин и др., 2014; Сергейчик, 2015]. Однако малочисленны работы, в которых наиболее полно рассматривались бы показатели биохимической защиты для конкретного вида растения. Вместе с тем такие исследования необходимы для понимания сопряженности процессов, обуславливающих защиту растений от воздействия техногенного загрязнения. В этом аспекте особый интерес представляют хвойные древесные растения, в течение длительного времени аккумулирующие токсические вещества в своих органах и способные адаптироваться к хроническому воздействию токсикантов.

Цель работы – изучить изменения биохимических показателей, отражающих нарушение гомеостатического состояния и активность адаптационных реакций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) при воздействии техногенного загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в Байкальском регионе на территориях, загрязняемых эмиссиями трех промышленных центров, отличающихся по уровню и составу токсикантов в аэровыбросах. В выбросах Иркутского промцентра преобладают диоксид серы, аэрозоли свинца и ряда других тяжелых металлов, эмиссии Шелеховского промцентра отличаются наиболее высоким содержанием фтори-

дов и полициклических ароматических углеводородов (ПАУ), в выбросах Усольско-Ангарского промцентра большую долю составляют диоксид серы и соединения ртути [Государственный доклад..., 2016].

Объектом исследования служили древостой сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), одной из основных лесобразующих пород региона, где наиболее распространены разнотравные и осоково-разнотравные ассоциации сосновых лесов. Древостои преимущественно III класса бонитета, полнота варьирует от 0,4 до 0,6. Натурные обследования проводили в 2012–2015 гг. путем закладки пробных площадей (ПП) в древостоях, сходных по возрасту и бонитету [Методы..., 2002; Manual..., 2010]. Пробы хвои сосны отбирали на наиболее загрязненных ПП, расположенных примерно на одинаковом удалении от каждого промцентра – 1–2 км. Фоновая (незагрязненная) ПП находилась на расстоянии 100 км от промышленной территории вне зоны преобладающего переноса выбросов. На каждой ПП отбирали хвою второго года жизни как наиболее физиологически активную, из средней части крон 5–6 деревьев 40-летнего возраста с южной и юго-западной сторон. В хвое определяли уровень поллютантов (фтора, серы, свинца, ртути, ПАУ) и содержание общего азота, его белковой и небелковой фракций, концентрации водорастворимых белков, общего и кислоторастворимого фосфора, углерода, аскорбиновой кислоты, фотосинтетических пигментов, фенольных соединений.

Для определения фтора, серы, свинца, ртути образцы хвои высушивали в течение 48 ч при температуре 60 °С, измельчали на электромельнице до порошкообразного состояния и просеивали через сито с диаметром 0,5 мм. Далее образцы хвои минерализовали в муфельной печи при 450 °С в течение 3 ч, затем золу для определения свинца растворяли в 0,1 М азотной кислоте, серы – в 2 М соляной кислоте. Элементный химический состав в полученных растворах проводили методами атомно-абсорбционной спектrophотометрии, фотоколориметрирования [Sanina, Proidakova, 2006; Awang et al., 2007; Проидакова, Васильева, 2009] с использованием приборного парка Байкальского аналитичес-

кого центра (г. Иркутск), в частности, AAS Vario 6 (Германия), ИК-спектрофотометра FT-IR Apectrum One, Perkin Elmer, AAA (Чехия). Содержание фтора в хвое сосны находили спектрофотометрически при длине волны 540 нм с индикатором ксиленоловым оранжевым после сухого озоления пробы и дистилляции полученной золы с водяным паром в хлорной кислоте, используя сернокислосеребро для удаления сопутствующих примесей хлора. Концентрацию ртути в хвое определяли методом атомной абсорбции “холодного пара” [Welz, Sperling, 1999]. ПАУ в хвое – с использованием метода хромато-масс-спектрометрии по методике А. С. Горшкова [Gorshkov, 2008]. Всего идентифицировано 20 ПАУ приоритетного ряда.

В сухой хвое находили содержание общего азота, белковой и небелковой фракций фотоколориметрическим методом с реактивом Несслера, концентрацию фосфора и его кислоторастворимой фракции – фотоколориметрическим методом по Фиске – Суббароу с образованием фосфорно-молибдатного комплекса. Определение этих веществ проводили после мокрого озоления в серной кислоте при 80–120 °С, фракционирование осуществляли раствором трихлоруксусной кислоты [Методическое руководство..., 1990]. Количество каждой белковой фракции оценивали методом титрования [Плешков, 1976]. Содержание углерода исследовали спектрофотометрическим методом после разложения сернохромовой смесью при 150 °С [Пономарева, Плотникова, 1975]. Содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом после растирания свежей хвои в фарфоровой ступке с добавлением кварцевого песка и последующим экстрагированием этанолом [Lichtenthaler, Welburn, 1983]. Оптические плотности находили при 665, 649 и 440,5 нм. Содержание аскорбиновой кислоты исследовали титриметрическим методом с использованием в качестве индикатора 0,5%-й раствор крахмала [Плешков, 1976]. Растворимые липофильные фенольные соединения из растительных образцов экстрагировали в этилацетат по схеме, разработанной Л. Е. Макаровой с соавт. [Макарова и др., 1998]. После удаления этилацетата в токе холодного воздуха, остаток пе-

растворяли небольшим количеством 96%-го этанола. Определение общего содержания растворимых липофильных фенольных соединений производили спектрофотометрически с реактивом Фолина – Дениса [Запрометов, 1974]. Содержание фтора, серы, свинца, ртути, азотистых, фосфорных соединений выражали в % от сухой массы, ПАУ – в нг/г, концентрации углерода, хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов – в мг, фенольных соединений – в мг/г сырой массы, аскорбиновой кислоты – в мг %. Определение показателей проводили в пяти биологических и восьми аналитических повторностях. Статистическая обработка данных осуществлялась с помощью пакета прикладных программ MS Excel 2010 “Среда статистических вычислений R”, версия 3.1.1. (2014 г.). На рисунках и в таблицах приведены средние величины каждого параметра и их стандартные отклонения. Обсуждаются различия, достоверные при $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На ПП, прилегающих к промцентрам, выявлен высокий уровень загрязнения хвои сосны поллютантами (табл. 1). В наибольшей степени серосодержащими выбросами загрязнена территория вблизи Усольско-Ангарского промцентра, здесь концентрация серы в хвое деревьев превышает фоновое значение в 3,7 раза. Высокий уровень данного элемента регистрируется также вблизи Иркутского и Шелеховского промцентров. Максимальная концентрация фтора в хвое, превышающая фоновое содержание в 10 раз, обнаруживается вблизи Шелеховского промцентра, повышенный в 1,9–2,4 раза уровень фтора

регистрируется вблизи Иркутского и Усольско-Ангарского промцентров. Загрязнение свинцом охватывает территории всех промцентров, при этом его наибольшее содержание выявляется вблизи Иркутского промцентра. Результаты определения концентрации ртути в хвое сосны свидетельствуют, что сильное загрязнение этим токсикантом концентрируется вблизи Усольско-Ангарского промцентра, несколько повышенное – на территориях других промцентров. Загрязнение ПАУ также охватывает территории всех промцентров, максимально (в 33,5 раза по сравнению с фоновым уровнем) увеличивается вблизи Шелеховского.

Степень проявления адаптационных свойств деревьев сосны, загрязняемых аэровыбросами всех трех промцентров региона, оценивалась по изменению ряда биохимических показателей в их хвое. Известно, что наиболее чувствительным к техногенному воздействию является фотосинтетический аппарат растений. Важное условие его эффективной работы – поддержание стабильного количества и соотношения разных групп пигментов. Проведенные исследования показали уменьшение содержания общего фонда зеленых и желтых пигментов в хвое деревьев сосны вблизи всех исследуемых промцентров. При расчете количества пигментов на массу одной хвоинки обнаружена тенденция к снижению уровня хлорофилла *a* на 11–23 %, хлорофилла *b* – на 27–40 %, каротиноидов – на 33–42 % по сравнению с фоновыми значениями (рис. 1, *a*). Самые низкие концентрации хлорофиллов и каротиноидов обнаруживаются в хвое сосны, произрастающей вблизи Шелеховского промцентра. Уменьшение концентрации пигментов в хвое может вызывать

Т а б л и ц а 1

Содержание загрязняющих веществ в хвое сосны вблизи промцентров Байкальского региона

Промцентр	Элемент, % от сухой массы				Сумма ПАУ, нг/г
	сера, $\times 10^{-2}$	фтор, $\times 10^{-3}$	свинец, $\times 10^{-5}$	ртуть, $\times 10^{-6}$	
Иркутский	4,45 ± 0,72	1,87 ± 0,04	7,51 ± 0,46	2,20 ± 0,54	340 ± 30
Шелеховский	6,01 ± 0,49	9,59 ± 0,23	3,02 ± 0,03	1,53 ± 0,04	670 ± 70
Усольско-Ангарский	9,38 ± 0,89	2,35 ± 0,04	5,30 ± 0,35	4,75 ± 0,24	250 ± 25
Фоновая ПП	2,52 ± 0,09	0,99 ± 0,02	1,18 ± 0,17	0,97 ± 0,05	20 ± 2

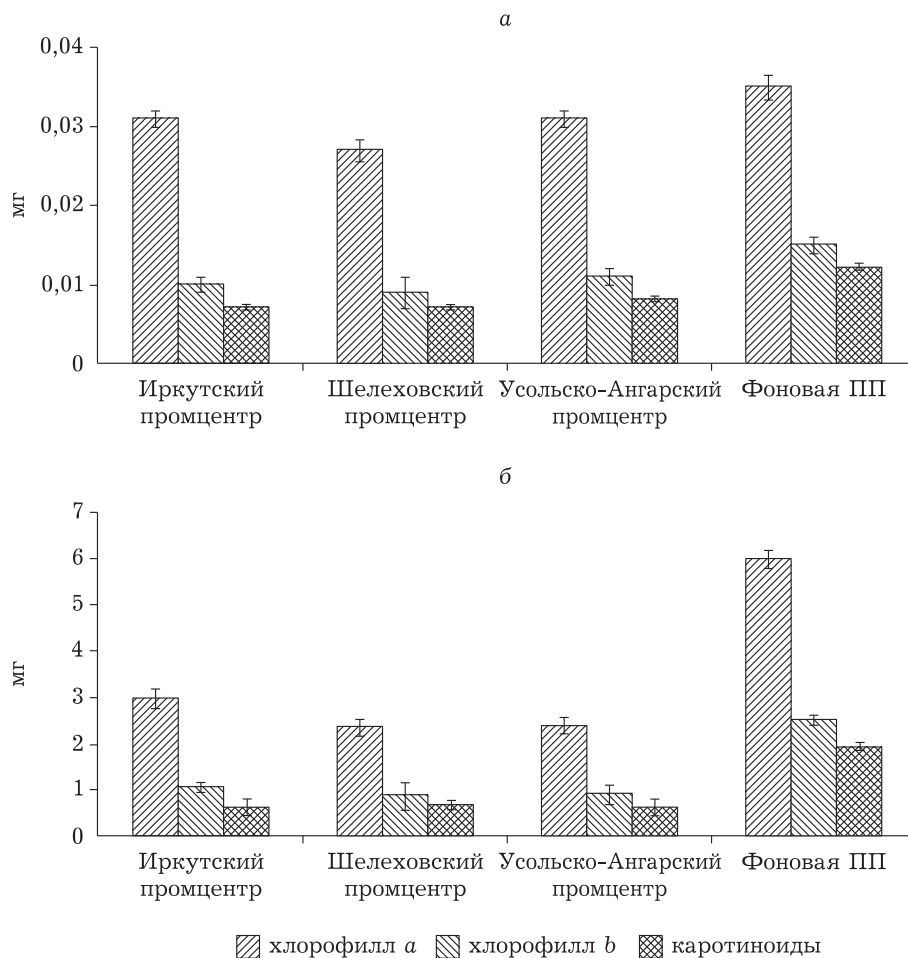


Рис. 1. Содержание пигментов в хвое сосны вблизи промцентров Байкальского региона: а – в расчете на массу одной хвоинки и б – на массу хвои одного побега

ся как окислением их молекул активными формами кислорода, образование которых инициирует высокий уровень элементов-поллютантов [Tripathi, Gautam, 2007], так и структурными изменениями в хвое. Например, показано сопряженное уменьшение площади мезофилла и концентрации пигментов в хвое *P. sylvestris* при загрязнении пылью вблизи цементного завода [Mandre, Lukjanova, 2011].

При расчете содержания пигментов на массу хвои всего побега отмечается более резкое уменьшение концентрации как хлорофиллов, так и каротиноидов (см. рис. 1, б). Так, содержание хлорофилла *a* оказалось снижено в 2,0–2,5 раза, хлорофилла *b* – в 2,4–2,9 раза, каротиноидов – в 2,9–3,2 раза по сравнению с фоновыми значениями. Сильное уменьшение количества пигментов при таком расчете во многом обусловлено изме-

нениями морфоструктурных параметров деревьев – сокращением ассимилирующей поверхности за счет снижения длины побегов и числа хвоинок на них, а также уменьшения массы и длины самих хвоинок.

По своим функциональным свойствам молекулы пигментов различаются, поэтому для поддержания нормальной работы фотосинтетического аппарата важно соотношение пигментов. Оно может меняться в течение онтогенеза пластид, листа и всего растительного организма, но относительно стабильно и генетически детерминированно [Гарифзянов, Иванищев, 2011]. Полученные результаты свидетельствуют, что соотношение количества двух форм хлорофилла (Хл. *a*/Хл. *b*) в хвое сосны, а также зеленых пигментов к желтым на фоновой ПП составляло 2,3 и 4,2 соответственно. При техногенном загрязнении соотношения увеличивались до 2,8–3,1 и 5,1–

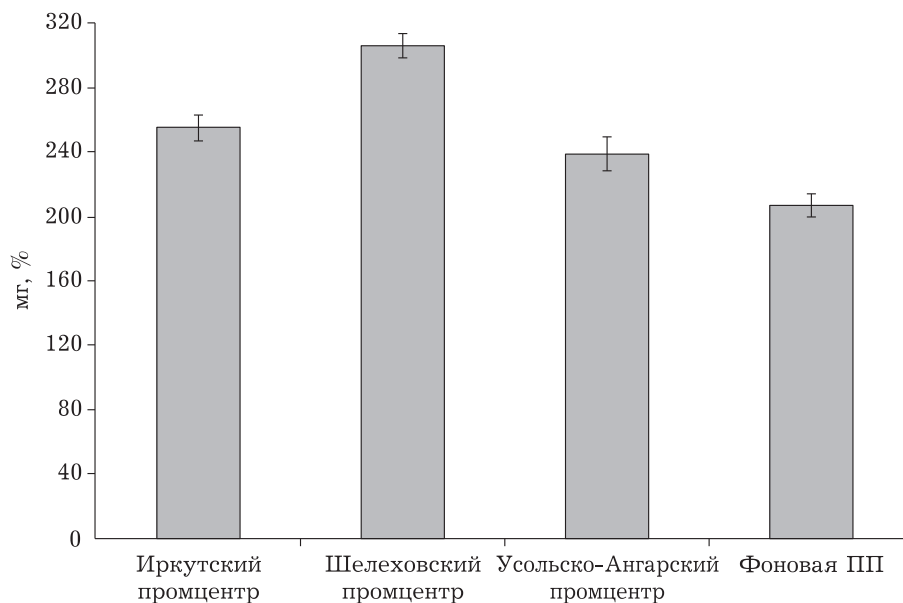


Рис. 2. Содержание аскорбиновой кислоты в хвое сосны вблизи промцентров Байкальского региона

5,9. Наиболее высокие их значения характерны для древостоев, произрастающих на территориях Иркутского и Шелеховского промцентров, увеличение соотношения Хл. *a*/Хл. *b* связано с падением уровня Хл *b*, а соотношения зеленых пигментов к желтым – преимущественно со снижением количества каротиноидов. Учитывая, что каротиноиды в антенном комплексе выполняют защитную функцию, связанную с тушением возбужденных триплетных состояний хлорофилла и активных форм кислорода [Schödel et al., 1999; Scheer, 2003], а также защищают липидный бислой мембран, снижение их концентрации оказывается связано с усиленным их расходом на поддержание фотохимической роли хлорофилла *a* в условиях стрессового воздействия [Siefferman-Harms, 1987; Aquil et al., 2003]. Другой причиной уменьшения их концентрации служит снижение интенсивности образования всех фотосинтетических пигментов в поврежденной хвое [Young et al., 1990]. Сходную реакцию пигментной системы деревьев сосны в ответ на воздействие техногенных выбросов отмечают и другие исследователи [Кайбияйнен и др., 1995; Кирпичникова и др., 1995; Тужилкина, 2009; Тарханов, Бирюков, 2014]. Согласно их результатам, в условиях сильного загрязнения происходит разрушение пигментов и торможение фотосинтетических реакций.

Доминирующее положение во внутри- и внеклеточной защите занимает аскорбиновая кислота, являясь потенциальным донором атомов водорода и электронов, используемых для восстановления перекиси водорода или некоторых свободнорадикальных продуктов [Smirnoff, 2000; Полесская, 2007]. Полученные данные свидетельствуют об усилении синтеза аскорбата в хвое деревьев сосны на территориях всех промцентров, наиболее сильное увеличение ее содержания (до 48 %) отмечается вблизи Шелеховского промцентра (рис. 2).

Подобная тенденция возрастания содержания аскорбиновой кислоты отмечалась в ассимиляционных органах лиственных [Бухарина и др., 2007] и хвойных [Рябухина, 2011] пород деревьев в условиях городской среды. Накопление аскорбиновой кислоты является следствием интенсивности ее образования и (или) освобождения из связанного состояния [Кения и др., 1993]. По мнению Н. Г. Чупахинной и П. В. Масленникова [2004], возрастание уровня аскорбиновой кислоты в ассимиляционных органах деревьев свидетельствует об усилении активности окислительно-восстановительных процессов и обуславливает устойчивость деревьев к техногенному загрязнению.

К важнейшим веществам, выполняющим защитные функции в растительных клетках,

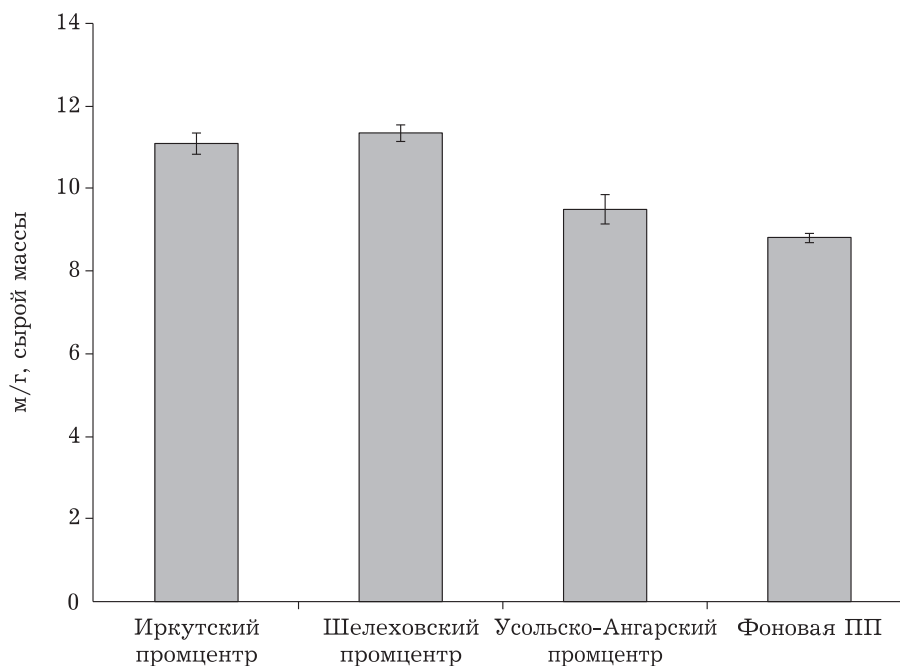


Рис. 3. Суммарное содержание водорастворимых фенольных соединений в хвое сосны вблизи промцентров Байкальского региона

относят и фенольные соединения. Это один из наиболее распространенных и многочисленных классов природных соединений, отличающихся разнообразием химического строения. Характерной особенностью фенолов является легкая окисляемость, способность к взаимодействию с белками и связыванию ионов металлов в устойчивые комплексы, лишая их каталитического действия [Запрометов, 1988]. При анализе данных о содержании водорастворимой фракции фенольных соединений выявлена тенденция к увеличению их концентрации в хвое сосны вблизи всех промцентров. Наиболее высокие концентрации фенолов, превышающие фоновое значение на 26 и 29 %, регистрируются при воздействии выбросов Иркутского и Шелеховского промцентров (рис. 3).

Увеличение накопления фенольных соединений в ассимиляционных органах рассматривается как адаптивная реакция растений на воздействие техногенных выбросов [Артемкина, 2010; Иванова, 2013]. Однако в ряде работ сообщается об отсутствии достоверных изменений валового содержания фенолов в условиях техногенного воздействия [Шумейко, Осипов, 1993; Lavola, Julkunen-Tiito, 1994]. По-видимому, это объясняется значи-

тельной метаболической разнородностью фенольных соединений, а также существенными различиями их строения и функций [Биохимические индикаторы..., 1997].

Содержание азотистых веществ в органах растений – один из важнейших показателей их физиологического состояния и защитных механизмов при воздействии техногенных выбросов [Новицкая, Чикина, 1980; Биохимические индикаторы..., 1997]. Полученные результаты свидетельствуют об увеличении уровня общего азота (максимально на 62 %) в хвое деревьев, подвергающихся воздействию техногенных выбросов. Увеличение его уровня происходит в большей степени за счет возрастания небелковой фракции, количество белков повышается менее значительно (табл. 2). При этом показатель соотношения белкового и небелкового азота на территориях промцентров значительно ниже фонового значения, особенно вблизи Шелеховского промцентра (см. табл. 2). Как сообщают исследователи, возрастание пула низкомолекулярного азота в растительных клетках при неблагоприятных условиях среды, обусловлено повышением уровня соединений, обладающих протекторными свойствами, в частности свободных аминокислот, полиаминов и бетаинов

Т а б л и ц а 2

**Содержание общего азота, его белковой и небелковой фракций в хвое деревьев сосны
вблизи промцентров Байкальского региона**

Промцентр	Содержание, % от сухой массы			$N_{\text{белковый}}/N_{\text{небелковый}}$
	азот общий	азот белковый	азот небелковый	
Иркутский	$2,061 \pm 0,025$	$1,582 \pm 0,024$	$0,479 \pm 0,108$	$3,303 \pm 0,296$
Шелеховский	$1,596 \pm 0,084$	$1,219 \pm 0,073$	$0,407 \pm 0,016$	$2,995 \pm 0,376$
Усольско-Ангарский	$1,691 \pm 0,074$	$1,354 \pm 0,068$	$0,337 \pm 0,024$	$4,018 \pm 0,218$
Фоновая ПП	$1,276 \pm 0,029$	$1,101 \pm 0,047$	$0,175 \pm 0,018$	$6,291 \pm 0,445$

[Кузнецов и др., 2006; Колупаев, Карпец, 2010; Takahashi, Kakehi, 2010].

При рассмотрении фракционного состава белковых соединений выявлены достоверные

изменения в содержании отдельных фракций. Так, в хвое сосны, произрастающей на территории Усольско-Ангарского промцентра, во фракции растворимых белков наблюдает-

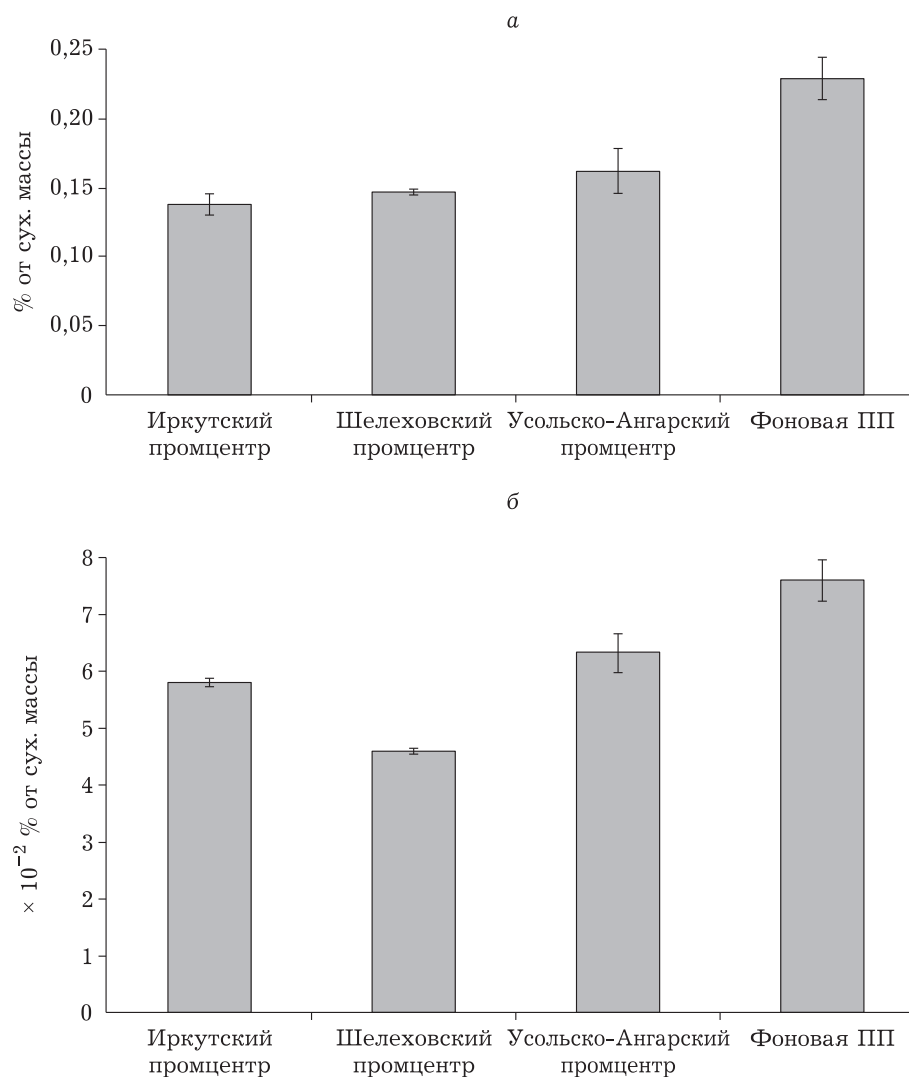


Рис. 4. Содержание фосфорных соединений в хвое сосны вблизи промцентров Байкальского региона: а – общего фосфора и б – кислоторастворимого фосфора

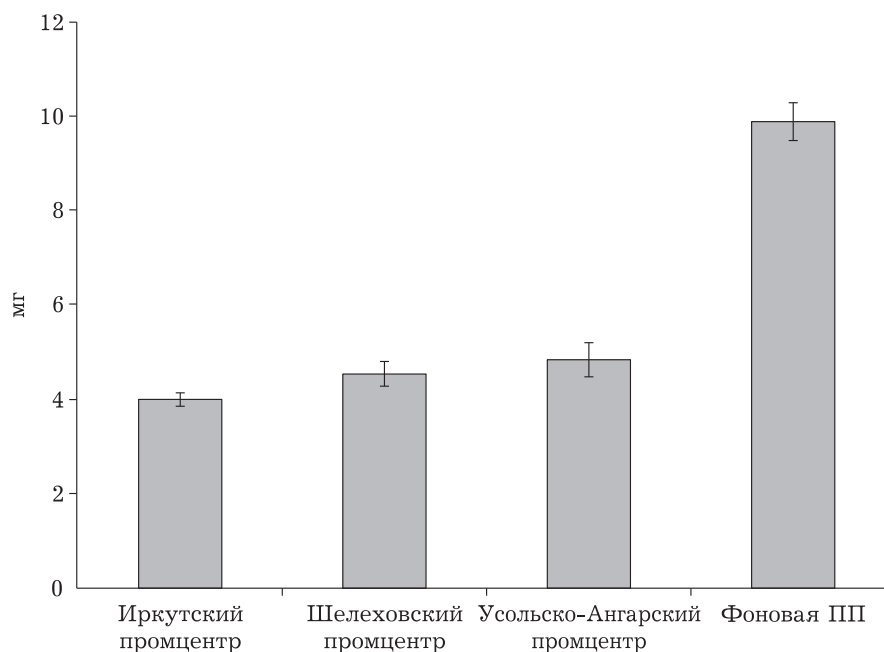


Рис. 5. Содержание углерода в хвое сосны вблизи промцентров Байкальского региона в расчете на массу одной хвоинки

ся повышение уровня альбуминов (на 35–40 %) и проламинов (на 25–30 %), содержание глютелинов понижается (на 10–15 %), глобулинов – практически не отличается от фоновых значений. По мнению исследователей, увеличение уровня альбуминов в хвое обуславливает возрастание количества трудноизвлекаемой воды и повышает водоудерживающую способность клеток [Шацкая, 1983]. Увеличение содержания проламинов свидетельствует о нарушении в хвое метаболических процессов [Новицкая, Чикина, 1980]. Изменения в содержании глютелинов вызываются конформационными перестройками белков, а также во многом определяются прочностью связей белков с другими компонентами клеток [Строгонов и др., 1970; Новицкая, 1985].

Фосфорсодержащие соединения, выполняющая энергетические, структурные, каталитические и другие функции, определяют интенсивность ростовых процессов и устойчивость растений к воздействию техногенных выбросов [Барахтенова, 1993; Сергейчик и др., 1998]. По мнению исследователей, глубина изменений фосфорного обмена во многом отражает степень нарушенности всего метаболизма растений, а также их способ-

ности к дальнейшему восстановлению. Выявлено снижение концентрации общего фосфора на 29–40 % в хвое сосны на территориях всех промцентров (рис. 4, а). Самый низкий уровень фосфора регистрируется вблизи Иркутского и Шелеховского промцентров. Обнаружена также выраженная тенденция к сокращению кислоторастворимой фракции фосфора в хвое деревьев на загрязненных территориях (см. рис. 4, б). Так, вблизи Иркутского промцентра концентрация этой фракции падает на 57 %, вблизи Шелеховского – на 63 %, Усольско-Ангарского – на 53 % по сравнению с фоновыми значениями. Поскольку в состав кислоторастворимого фосфора входят макроэргические соединения (лабильные формы фосфорных соединений, а также фосфорные эфиры сахаров), то значительное уменьшение его содержания на территориях всех промцентров подтверждает ухудшение общего физиологического состояния деревьев.

Содержание углерода в хвое сосны свидетельствует об изменении в ней количества органического вещества. Показано значительное снижение содержания углерода в хвое деревьев на территориях всех промцентров. Так, вблизи Усольско-Ангарского промцент-

ра углерод составляет 40 % от сухой массы хвои, вблизи Иркутского промцентра – 33 %, Шелеховского – 31 %, в то время как на фоновой ПП его уровень равен 45 %. При расчете содержания углерода на массу одной хвоинки снижение более резкое – максимально до 2,5 раза по сравнению с фоновым значением (рис. 5), что связано с уменьшением как размеров, так и массы хвоинок.

Полученные данные свидетельствуют о значительном снижении уровня органического вещества в хвое, что является косвенным подтверждением замедления биосинтеза сложных соединений, следовательно, подавления ростовых процессов у деревьев в условиях техногенного загрязнения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании представленных результатов можно заключить, что в условиях техногенного загрязнения в хвое сосны аккумулируется повышенное количество элементов-поллютантов. При этом значительно увеличиваются концентрации элементов, преобладающих в составе выбросов промцентров: вблизи Иркутского промцентра – серы и свинца, Шелеховского – фторидов и ПАУ, Усольско-Ангарского – серы и ртути. Избыточная аккумуляция элементов-поллютантов в хвое приводит к нарушению физиологического состояния деревьев. Об этом свидетельствует изменение комплекса параметров, в частности, падение соотношения белковой и небелковой фракций азота, уменьшение уровня общего фосфора и его кислоторастворимой фракции, снижение концентрации углерода, уменьшение количества зеленых и желтых пигментов. Вместе с тем на фоне явной нарушенности гомеостатического состояния выявляется ряд защитных реакций, о чем можно судить по возрастанию содержания в хвое аскорбиновой кислоты на 48 %, суммы водорастворимых фенольных соединений – на 29 %, увеличению соотношения Хл. *a*/Хл. *b* на 35 %, соотношения зеленых пигментов к желтым – на 40 %, уровня водорастворимых белков – на 40 и 30 % соответственно. Наибольшие нарушения гомеостаза и в то же время выраженная активность компонентов биохимической защи-

ты характерны для древостоев сосны, произрастающих вблизи Шелеховского промцентра, в выбросах которого велика концентрация таких высокоагрессивных токсикантов, как фториды и ПАУ.

Авторы выражают искреннюю благодарность д-ру биол. наук Л. Е. Макаровой за помощь в освоении метода определения фенольных соединений в хвое сосны.

ЛИТЕРАТУРА

- Артемкина Н. А. Содержание фенольных соединений в *V. vitis-idaea* L. сосновых лесов Кольского полуострова // Химия растительного сырья. 2010. № 3. С. 153–160.
- Барахтенкова Л. А. Влияние поллютантов на обмен веществ и состояние сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1993. 34 с.
- Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений / Н. Е. Судачкова, И. В. Шеин, Л. И. Романова и др. Новосибирск: Наука, 1997. 176 с.
- Букштынов А. Д., Грошев Б. И., Крылов Г. В. Природа мира. Леса. М.: Мысль, 1981. 316 с.
- Бухарина И. Л., Поварнищина Т. М., Ведерников К. Е. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде. Ижевск: ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2007. 216 с.
- Гарифзянов А. Р. Исследование антиоксидантной системы древесных растений в условиях промышленного загрязнения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пузино, 2011. 22 с.
- Гарифзянов А. Р., Иванищев В. В. Физиологические реакции *Acer platanoides* L. на стресс, вызванные загрязнением среды тяжелыми металлами // Фундаментальные исследования. 2011. № 9. С. 331–334.
- Голдобин Е. А., Трофимцов П. А., Иваченко Л. Е. Активность пероксидаз хвои сосны обыкновенной // Проблемы экологии Верхнего Приамурья. 2014. Т. 16. С. 64–67.
- Государственный доклад “О состоянии и об охране окружающей среды Иркутской области в 2015 году”. Иркутск: Изд-во “Время странствий”, 2016. 316 с.
- Еремченко О. З., Кусакина М. Г., Голева Т. Н. Активность компонентов антиоксидантной защиты *Raphanus sativus* L. при выращивании на почве, загрязненной сульфатами свинца и кадмия // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2014. Вып. 1. С. 24–29.
- Запроматов М. Н. Основы биохимии фенольных соединений. М.: Высш. шк., 1974. 213 с.
- Запроматов М. Н. Фенольные соединения растений и их биогенез // Итоги науки и техники, 1988. Т. 27. С. 188.
- Иванова Д. А. Специфические особенности функционирования лесозаготовительной промышленности Байкальского региона // Baikal Res. Journ. 2016. Vol. 7, N 6. https://elibrary.ru/download/elibrary_27446363_26598641.pdf

- Иванова Е. Ю. Оценка состояния атмосферного воздуха города Нововоронежа биологическими методами // Вестн. ВГУ. Сер. География. Геоэкология. 2013. № 1. С. 157–162.
- Кавеленова Л. М., Лищинская С. Н., Карандаева Л. Н. Особенности сезонной динамики водорастворимых фенольных соединения в листьях березы повислой в условиях урбосреды в лесостепи (на примере Самары) // Химия растительного сырья. 2001. № 3. С. 91–96.
- Кайбияйнен Л. К., Харри П., Софронова Г. И., Болондинский В. К. Влияние длительности воздействия токсичных поллютантов на состояние устьиц и фотосинтез хвои *Pinus sylvestris* L. // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 5. С. 751–757.
- Кения М. В., Лукаш А. И., Гуськов Е. П. Роль низкомолекулярных антиоксидантов при окислительном стрессе // Успехи соврем. биологии. 1993. Т. 113, вып. 4. С. 456–470.
- Кирпичникова Т. В., Шавнин С. А., Кривошеева А. А. Состояние фотосинтетического аппарата хвои сосны и ели в зонах промышленного загрязнения при различных микроклиматических условиях // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 1. С. 107–113.
- Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В. Участие растворимых углеводов и низкомолекулярных соединений азота в адаптивных реакциях растений // Вестн. Харьк. нац. аграрного ун-та. Сер. Биология. 2010. Вып. 2 (20). С. 36–53.
- Кузнецов В. В., Радюкина Н. Л., Шевякова Н. И. Полиамины при стрессе: биологическая роль, метаболизм и регуляция // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 5. С. 658–683 [Kuznetsov V. V., Radyukina N. L., Shevyakova N. I. Polyamines and stress: Biological role, metabolism, and regulation // Rus. Journ. Plant Physiol. 2006. Vol. 53, N 5. P. 583–604].
- Макарова Л. Е., Лузова Г. Б., Ломоватская Л. А. Роль эндогенных фенольных соединений в инфицировании *Rhizobium leguminosarum* корней гороха при низкой температуре // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 6. С. 824–832.
- Марина Н. В., Новоселова Г. Н., Бабушкина Л. Г. Биохимическая характеристика хвои сосны в зоне сильного воздействия фтористых экотоксикантов // Леса Урала и хозяйство в них. 1994. Вып. 17. С. 194–198.
- Методическое руководство по ускоренному анализу золь растений и определению азота. Петрозаводск: Ин-т леса КарНЦ СССР, 1990. 46 с.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Милютина И. Л., Судачкова Н. Е., Романова Л. И. Реакция антиоксидантной системы светолюбивого и теневыносливого видов сосны на фитocenотический стресс // Сиб. экол. журн. 2013. Т. 20, № 2. С. 187–194 [Milyutina I. L., Sudachkova N. E., Romanova L. I. Response of the antioxidant system of light-demanding and shade-bearing pine species to phytocenotic stress // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, N 2. P. 149–155].
- Моисеев П. А., Ван дер Меер М., Риглинг А., Шевченко И. Г. Влияние изменений климата на формирование поколений ели сибирской в подгольцовых древостоях Южного Урала // Экология. 2004. № 3. С. 163–171 [Moiseev P. A., Shevchenko I. G., Van Der Meer M., Rigling A. Effect of climatic changes on the formation of siberian spruce generations in subglotsy tree stands of the Southern Urals // Rus. Journ. Ecol. 2004. Vol. 35, N 3. P. 135–143].
- Новицкая Ю. Е. Адаптация сосны к экстремальным факторам среды // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: Наука, 1985. С. 113–138.
- Новицкая Ю. Е., Чикина П. Ф. Азотный обмен у сосны на Севере. Л.: Наука, 1980. 166 с.
- Плаксина И. В., Судачкова Н. Е., Романова Л. И., Милютина И. Л. Сезонная динамика фенольных соединений в лубе и хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках различной густоты // Химия растительного сырья. 2009. № 1. С. 103–108.
- Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1976. 256 с.
- Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода: учеб. пособие / под ред. И. П. Ермакова. М.: КДУ, 2007. 140 с.
- Пономарева В. В., Плотникова Т. А. Методические указания по определению содержания и состава гумуса в почвах (минеральных и торфяных). Л.: Наука, 1975. 105 с.
- Пройдакова О. А., Васильева И. Е. Способ совершенствования схем пробоподготовки и атомно-абсорбционного анализа геохимических проб // Зав. лаб. Диагностика материалов. 2009. Т. 75, № 4. С. 6–15.
- Пьянков В. И., Иванов Л. А., Ламберс Х. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2001. № 4. С. 243–251 [Pyanokov V. I., Ivanov L. A., Lambers H. Chemical composition of the leaves of plants with different ecological strategies from the boreal zone // Rus. Journ. Ecol. 2001. Vol. 32, N 4. P. 221–229].
- Радюкина Н. Л., Иванов Ю. В., Шевякова Н. И. Методы оценки содержания активных форм кислорода, низкомолекулярных антиоксидантов и активностей основных антиоксидантных ферментов // Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений. М.: Изд-во Бином, 2011. С. 347–365.
- Рябухина М. В. Содержание аскорбиновой кислоты – информативный показатель мониторинга окружающей среды крупных промышленных центров (на примере г. Оренбурга) // Изв. ОГАУ. 2011. Т. 2, № 30–1. С. 231–233.
- Сергейчик С. А. Эколого-физиологический мониторинг устойчивости сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в техногенной среде // Биосфера. 2015. Т. 7, № 4. С. 384–391.
- Сергейчик С. А., Сергейчик А. А., Сидорович Е. А. Экологическая физиология хвойных пород Беларуси в техногенной среде. Минск: Белорус. наука, 1998. 199 с.
- Скулачев В. П. Возможная роль активных форм кислорода в защите от вирусных инфекций // Биохимия. 1998. Т. 63, № 12. С. 1691–1694 [Skulachev V. P.

- Possible role of reactive oxygen species in antiviral defense // *Biochemistry*. 1998. Vol. 63, N 12. P. 1438–1440].
- Строгонов Б. П., Кабанов В. В., Шевякова Н. И. Структура и функции клеток растений при засолении. М., 1970. 318 с.
- Судацкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск, 1977. 229 с.
- Судацкова Н. Е., Милюгина И. Л., Романова Л. И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”, 2012. 175 с.
- Тарханов С. Н., Бирюков С. Ю. Влияние атмосферного загрязнения на фотосинтезирующий аппарат *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb × *P. abies* (L.) Karst. в северной тайге бассейна Северной Двины // ИВУЗ “Лесной журнал”. 2014. № 1. С. 20–26.
- Тужилкина В. В. Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение // *Экология*. 2009. № 4. С. 243–248 [Tuzhilkina V. V. Response of the pigment system of conifers to long-term industrial air pollution // *Rus. Journ. Ecol.* 2009. Vol. 40, N 4. P. 227–232].
- Фуксман И. Л., Новицкая Л. Л., Исидоров В. А., Рощин В. И. Фенольные соединения хвойных деревьев в условиях стресса // *Лесоведение*. 2005. № 3. С. 4–10.
- Чупахина Г. Н., Масленников П. В. Адаптация растений к нефтяному стрессу // *Экология*. 2004. № 5. С. 330–335 [Chupakhina G. N., Maslennikov P. V. Plant adaptation to oil stress // *Rus. Journ. Ecol.* 2004. Vol. 35, N 5. P. 290–295].
- Чупахина Г. Н., Масленников П. В., Скрыпник Л. Н., Бессережнова М. И. Реакция пигментной и антиоксидантной систем растений на загрязнение окружающей среды г. Калининграда выбросами автотранспорта // *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 2012. № 2 (18). С. 171–185.
- Шавнин С. А., Колтунов Е. В., Яковлева М. И. Влияние урбанизации на состав и содержание фенольных соединений в хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // *Современные проблемы науки и образования*. 2014. № 6. <https://science-education.ru/article/view?id=17151>
- Шацкая Р. М. Влияние промышленной среды на содержание азотистых соединений в древесных растениях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1983. 22 с.
- Шумейко П. Г., Осипов В. И. Влияние атмосферного загрязнения на корреляционные связи между биохимическими показателями деревьев на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // *Успехи соврем. биологии*. 1993. Т. 113, вып. 4. С. 507–510.
- Aquil S., Ahmad S. H., Reshi Z. A., Iqbal M. Physiological and biochemical response of *Albizia lebbek* Benth. to coal smoke pollution // *Pollution Res.* 2003. Vol. 22, N 4. P. 489–493.
- Awang M. B., Mikhailova T. A., Luangjame J., Carandang W., Mizoue N., Yamamoto K., Sase H., Takahashi A., Hakamata T., Boonpragob K., Insarov G., Tanikawa H., Nakashima A., Totsuka T. Sub-manual on forest vegetation monitoring in EANET. Network Center for EANET, Acid Deposition and Oxidant Research Center (ADORC). Niigata, Japan, 2007.
- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivative stress: a review // *Ann. Bot.* 2003. Vol. 91. P. 179–194.
- Foyer C. H., Noctor G. Defining robust redox signalling within the context of the plant cell // *Plant, Cell and Environ.* 2015. Vol. 38 (2). P. 239.
- Gorshkov A. G. Determination of polycyclic aromatic hydrocarbons in the needles of a Scotch Pine (*Pinus sylvestris* L.), a biomonitor of Atmospheric Pollution // *J. Analyt. Chem.* 2008. Vol. 63, N 8. P. 805–811.
- Grime J. P., Hodson J. C., Hunt R. Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species. London: Castlepoint Press, 2007. 762 p.
- Koptsik G. N., Koptsik S. V., Aamlid D. Pine needle chemistry near a large point SO₂ source in Northern Fennoscandia // *Water, Air, and Soil Pollut.* 2001. Vol. 130. P. 929–934.
- Lavola A., Julkunen-Tiito K. The effects of elevated carbon dioxide and fertilization on primary and secondary metabolites in birch (*Betula pendula* (Roth) // *Oecologia*. 1994. Vol. 99. N 3–4. P. 315–321.
- Lichtenthaler H. K., Welburn A. R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // *Biochem. Soc. Trans.* 1983. Vol. 11, N 6. P. 591–592.
- Mandre M., Lukjanova A. Biochemical and structural characteristics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in an alkaline environment // *Estonian Journ. Ecol.* 2011. Vol. 60 (4). P. 264–283.
- Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests, 2010. UNECE, ICP Forests Programme Coordinating Centre. Hamburg, <http://www.icp-forests.org/Manual.htm/>
- Sanina N. B., Proidakova O. A. Heavy metals in soil of the Baikal biosphere reserve (in connection with degradation of fir forests of the Northern macroslope of Khमार-Daban Range) // *China Journ. Geochem.* 2006. Vol. 25 (Suppl.). P. 191.
- Scheer H. The pigments // *Light-harvesting antennas in photosynthesis* / eds. B. R. Green, W. W. Parson. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 2003. Vol. 13. P. 29–81.
- Schödel R., Irrgang K., Voigt J., Renger G. Quenching of chlorophyll fluorescence by triplets in solubilized light-harvesting complex II (LHCII) // *Biophys. Journ.* 1999. Vol. 76. P. 2238–2248.
- Siefferman-Harms D. The light-harvesting and protecting functions of carotenoids in photosynthetic membranes // *Physiol. Plant.* 1987. Vol. 69. P. 561–568.
- Smirnoff N. Ascorbic acid: metabolism and functions of a multi-faceted molecule // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2000. Vol. 3. P. 229–235.
- Takahashi T., Kakehi J. Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses // *Ann. Bot.* 2010. Vol. 105. P. 1–6.
- Tripathi A. K., Gautam M. Biochemical parameters of plants as indicators of air pollution // *J. Environ. Biol.* 2007. Vol. 28. P. 127–132.
- Welz B., Sperling M. Atomic absorption spectrometry. Weinheim, Germany: Wiley-VCH, 1999. 941 p.

Young A. J., Britton G., Senser M. Carotenoid composition of needles of *Picea abies* L. showing signs of photodamage // Zeitschrift für naturforschung C-A. Journ. Biosci. 1990. Vol. 45. P. 1111–1116.

Zhang J., Kirkham M. B. Drought-stress induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species // Plant Cell Physiol. 1994. Vol. 35. P. 785–791.

Biochemical Adaptation of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) to Technogenic Pollution

O. V. KALUGINA, T. A. MIKHAILOVA, O. V. SHERGINA

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS
664033, Irkutsk, Lermontov str., 132
E-mail: olignat32@inbox.ru

Changes in a complex of biochemical indices reflecting the disturbance of the homeostatic state and the activity of the adaptive reactions of *Pinus sylvestris* L. under conditions of technogenic pollution were studied. A number of parameters attest to the degradation of the physiological state of trees growing under conditions of excessive accumulation of pollutant elements: decrease in the ratio of protein and nonprotein nitrogen fractions in the needles by 52 %, decrease in the total phosphorus and its acid-soluble fraction by 40 and 63 %, respectively, reduction of carbon concentration by 31 %, decrease in the amount of chlorophyll *a* based on the weight of one needle by 23 %, chlorophyll *b* by 40 %, carotenoids by 42 %. The activation of defensive reactions of pine can be judged by increase in the amount of ascorbic acid in needles by 48 %, the amount of water-soluble phenolic compounds by 29 %, increase in the ratio of Chl. *a*/Chl. *b* – by 35 %, the ratio of green pigments to yellow – by 40 %, the level of water- and alcohol-soluble proteins by 40 and 30 %, respectively. The highest activity of biochemical defensive components was recorded in trees growing near the Shelekhov Industrial Center, in the emissions of which the content of fluorides and polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) is high.

Key words: *Pinus sylvestris* L., technogenic pollution, biochemical indicators of needles, ascorbic acid, phenolic compounds, nitrogenous substances, phosphorus compounds, carbon content, photosynthetic pigments.