

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ УСТОЙЧИВОСТИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) В ТЕХНОГЕННОЙ СРЕДЕ

С.А. Сергейчик

Белорусский государственный экономический университет, Минск, Республика Беларусь

Эл. почта: *Sergeichik_S@bseu.by*

Статья поступила в редакцию 06.10.2015; принята к печати 15.11.2015

Загрязнение атмосферного воздуха токсическими ингредиентами промышленных эмиссий в диапазоне концентраций «предельно допустимые – фоновые» является экологическим фактором нарушения физиолого-биохимического состояния ассимиляционного аппарата основной лесообразующей породы Беларуси – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) до появления визуально различимых симптомов повреждения хвои. Под влиянием загрязнения воздуха в хвое сосны обнаружено уменьшение содержания пигментов фотосинтеза – хлорофилла и каротиноидов, увеличение активности пероксидазы и полифенолоксидазы, ингибирование первичных световых реакций фотосинтеза (реакция Хилла, циклическое и нециклическое фотофосфорилирование), уменьшение сопряженности тока электронов в электронно-транспортной цепи с фотофосфорилированием ($P/2e^-$). Все это свидетельствует о снижении устойчивости основных фитоценозов в техногенной среде.

Ключевые слова: сосна, загрязнение, пигменты, хлорофилл, ферменты, мониторинг.

ECO-PHYSIOLOGICAL MONITORING OF PINE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) STABILITY UNDER ANTHROPOGENIC CONDITIONS

S.A. Sergeichik

Belarusian State Economic University, Minsk, Republic of Belarus

E-mail: *Sergeichik_S@bseu.by*

Air pollution by industrial emissions of toxic ingredients in the concentration range from background to tolerated limit is an environmental factor impairing the physiological and biochemical conditions of the assimilation apparatus of the main forest-forming species of Belarus, Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), before visually detectable symptoms of damage to needles become apparent. Under the effect of air pollution, pine needles were shown to have a decreased content of the pigments of photosynthesis, chlorophyll and carotenoids, increased activities of peroxidase and polyphenol oxidase, inhibited primary light reactions of photosynthesis (Hill reaction and cyclic and non-cyclic phosphorylation), and decreased coupling of electron transport with photophosphorylation ($P/2e^-$). These findings suggest a compromised stability of pine phytocenoses in man-impacted environments.

Keywords: Scots pine, air pollution, pigments, enzymes, monitoring.

Введение

Нарушение экологического равновесия биосферы вследствие производственной деятельности человека и мировых масштабов загрязнения окружающей среды на рубеже XX–XXI веков поставило цивилизацию перед проблемой возможности ее дальнейшего существования. Ежегодно из техногенных источников мира в биосферу Земли поступает более 160 Гт загрязняющих веществ, которые негативно влияют на флору, фауну, здоровье людей [1, 2, 5, 7, 17, 20].

Растительный мир – центральное звено круговорота веществ и энергии в биосфере, выполняющее важнейшие космические (фотосинтез), продукционные, газообменные, водорегулирующие, почвообразовательные, почвозащитные, санитарно-гигиенические функции. Вместе с тем растения характеризуются низкой толерантностью к загрязнителям атмосферы в связи с автотрофным характером метаболизма. Лесные экосистемы выдерживают колоссальную антропогенную нагрузку. В зонах промышленного загрязнения окружающей среды наблюдается нарушение эффективности функционирования растительных сообществ, уменьшение емкости биологического круговорота, обеднение видового и популяционного

разнообразия, снижение устойчивости и продуктивности экосистем [3, 6–8, 10, 11, 13, 18, 21, 22].

В XX–XXI столетиях промышленное загрязнение атмосферного воздуха стало экологически угрожающим фактором для лесообразующих видов деревьев и кустарников. В этой связи возникла и стала развиваться индустриальная дендрэкология – особый раздел экологии растений, тесно связанный с промышленной ботаникой, экологической физиологией и индустриальной биогеоценологией. Целью дендрэкологии является изучение сущности происходящих в биосфере процессов, раскрытие общебиологических закономерностей влияния техногенных факторов на виды и экосистемы, разработка и совершенствование методов проведения экологической экспертизы в техногенных ландшафтах, разработка научных основ экологического прогнозирования и проектирования биофильтров для локализации и нейтрализации токсических ингредиентов промышленных эмиссий, принятие превентивных мер по защите лесных экосистем и предупреждению экологически опасных ситуаций [8, 9].

После Стокгольмской конференции ООН 1972 г. по проблемам охраны окружающей среды научные ис-

следования были сосредоточены главным образом на изучении острых ситуаций, ярко выраженных нарушений биогеоценозов в непосредственной близости от источников техногенных выбросов, а также на определении фоновых уровней воздействия, при которых параметры экосистем изменяются в пределах естественных флуктуаций и практически безвредны. Что же касается уровней воздействия, находящихся между предельно допустимыми и фоновыми, то они остались за рамками интересов контрольных органов государств и научных учреждений. Однако эти умеренные дозы загрязнителей являются причиной хронических нарушений лесных экосистем на огромных территориях и представляют собой значительную угрозу для биосферы [21].

В условиях прогрессирующей деградации лесов Европы под влиянием промышленных эмиссий [3, 10, 11, 18, 23–25, 28] актуальна проблема создания системы экологического мониторинга, которая могла бы обеспечить не только инвентаризацию необратимо поврежденных лесов с признаками хлорозов и некрозов ассимиляционных органов, но и раннюю индикацию эффектов их повреждения [5, 6, 10, 11, 18, 21]. Разработка критериев ранней диагностики повреждения растений в техногенной среде относится к числу важнейших задач теоретической и прикладной экологии [21]. Имеющиеся научные данные убедительно свидетельствуют, что на стадии видимых повреждений лесообразующих пород токсическими газами деградацию лесов трудно предотвратить. Большинство методов биоиндикации (особенно биогеоценологические) позволяют регистрировать загрязнение воздуха высокого уровня, в 3–5 раз и более превышающего нормативы ПДК. В условиях хронического воздействия низких уровней загрязнения воздуха (ниже или близко к ПДК) необходимо применение более тонких и чувствительных физиолого-биохимических методов индикации, позволяющих обнаружить нарушения метаболизма, предшествующие появлению видимых симптомов повреждения, благодаря чему необратимые повреждения могут быть спрогнозированы и предотвращены в оптимальные сроки снижением уровня загрязнения и специфическими компенсаторными мерами [2, 13, 17, 18, 21, 22].

Умеренные дозы загрязнителей детерминируют появление хронических нарушений природных ландшафтов на обширных территориях и представляют наибольшую опасность для лесных экосистем [21]. Незначительные изменения функционирования влияют на конкурентоспособность видов, что приводит к изменению структуры и функций экосистем, снижению их устойчивости к внешним воздействиям. Глубокие изменения метаболизма, связанные с внутренней перестройкой функций, происходят незаметно. Их могут обнаружить специалисты, владеющие физиолого-биохимическими методами диагностики повреждений. Видимые признаки нарушения метаболизма проявляются лишь после того, когда медленно накопленные изменения преодолевают сопротивление экосистемы и нарушают деятельность буферных механизмов, направленных на сохранение гомеостаза. Отсюда вытекает актуальность исследований ранней диагностики повреждения лесных экосистем.

В последние десятилетия получила распространение физиолого-биохимическая индикация ранних

нарушений метаболических процессов у растений под влиянием промышленного загрязнения атмосферного воздуха токсическими газами [2, 5–7, 17, 18, 21, 22].

Установлено, что критические концентрации загрязнителя ($120 \text{ мкг/м}^3 \text{ SO}_2$) в течение длительного времени заметно снижают ассимиляцию, не оказывая адекватного воздействия на прирост леса, но через 10–15 лет лесная экосистема разрушается необратимо [21, 24, 25].

Эти результаты указывают на необходимость проведения ранних биоиндикационных исследований изменений метаболизма, которые предшествуют видимым симптомам повреждения хвой, благодаря чему необратимые патологические нарушения могут быть спрогнозированы в оптимальные сроки, предотвращены или ослаблены определенными компенсаторными мерами.

Несмотря на обилие информации о влиянии хронических промышленных загрязнений на леса, широкомасштабных оценок степени этой опасности, основанных на количественных измерениях и обобщениях широкого масштаба, не проводилось. Нами выполнены эколого-физиологические исследования влияния умеренных доз промышленных эмиссий Новополоцкого НПК на устойчивость ассимиляционного аппарата основной лесообразующей породы Беларуси – сосны обыкновенной с целью ранней диагностики выявления повреждения лесных деревьев.

Объекты и методы исследований

Исследования выполнены в зимний период на территории заповедных и промышленно-загрязненных регионов Республики Беларусь. Объекты исследования – деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в сосняках мшистых III класса возраста на 40 стационарных пробных площадях (ПП), расположенных на территории чистой зоны – Березинского биосферного заповедника (контроль, 20 ПП) и в зонах распространения техногенных эмиссий Новополоцкого нефтеперерабатывающего комбината – НПК (опыт, 20 ПП). НПК ежегодно выбрасывает в атмосферу около 150 тыс. т загрязняющих веществ. В спектре выбросов доминируют токсичные газы, формирующие «кислотные дожди»: SO_2 (80 тыс. т в год), NO_2 (10 тыс. т в год), CO (5 тыс. т в год) и летучие органические соединения (62 тыс. т в год).

На значительной части европейской территории СНГ интенсивность выпадения соединений серы на единицу площади изменяется в значительных пределах: от 5–10 до 50–100 кг/га в год и более. Концентрация SO_2 в непромышленных районах превышает $0,01\text{--}0,03 \text{ мг/м}^3$, а в промышленных районах – $0,5 \text{ мг/м}^3$, что в 30 раз превосходит временные нормативы ПДК SO_2 для лесных древесных пород. Для фоновых районов европейской части СНГ в зимний период среднесуточные концентрации SO_2 составляют $10\text{--}30 \text{ мкг/м}^3$, NO_2 – $20\text{--}25 \text{ мкг/м}^3$. На территории Березинского биосферного заповедника (контроль) среднегодовая концентрация SO_2 составляет $0,38 \text{ мкг/м}^3$. В зоне распространения промышленных эмиссий НПК среднегодовая концентрация SO_2 варьирует от 20,0 до $70,0 \text{ мкг/м}^3$ [18].

Для аналитических исследований на каждом стационарном участке (ПП) из средней части кроны 6 деревьев сосны обыкновенной отбирали среднюю

пробу двухлетней хвои, не имеющей визуальных симптомов повреждения токсическими газами.

Фотосинтетические пигменты извлекали ацетоном. Содержание пигментов (хлорофилл *a*, *b*, каротиноиды) в хвое определяли по формулам D. Wettstein [4]. Активность ферментов пероксидазы и полифенолоксидазы определяли спектрофотометрическим методом [4]. Содержание серы в хвое сосны определяли на автоматическом сульфодетерминаторе SC-132 «LECO» (США).

Определение фотохимической активности хлоропластов (ФХА) и фотофосфорилирования проводили в суспензии хлоропластов двухлетней хвои сосны обыкновенной, выделяемых в 0,05 М буфере трис-НСl, содержащем дитиотреитол (2 мМ), ЭДТА (0,3 мМ), поливинилпирролидон (0,1 М), NaCl (0,35 М), рН 7,8. Об активности циклического и нециклического фотофосфорилирования судили по снижению содержания неорганического фосфора в реакционной среде после 10-минутной световой экспозиции. Фосфорилирующую активность хлоропластов выражали в микромолях этерифицированного неорганического фосфора на миллиграмм хлорофилла в час. Реакционная среда содержала (мкмоль): буфер Трис-НСl – 4,5 (рН 8); MgCl₂ – 10; K₂HPO₄ – 10; АДФ – 10; K₃Fe(CN)₆ – 3,5; хлорофилл – не менее 60 мкг. При необходимости в среду добавляли соответствующие кофакторы [4, 10, 12, 18].

Результаты и их обсуждение

Пигментные системы

Для эффективного протекания фотосинтетических процессов большое значение имеет оптимальная структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата. Фотосинтез является результатом сложного взаимодействия различных пигментных систем, в которые в качестве важнейших элементов входят молекулы хлорофилла. Количество хлорофилла, которое приходится на единицу площади листа и на единицу площади фитоценоза, получившее название хлорофилльного индекса, хорошо коррелирует с продуктивностью и устойчивостью [10].

Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что промышленные эмиссии Новополюцкого НПК негативно влияют на фотосинтетические пигменты сосны (табл. 1). Так, суммарное содержание зеленых пигментов в хвое сосны составило на опытной территории 83,5% относительно контроля, причем снижение содержания хлорофилла *a* было более существенным (до 80,9%), чем хлорофилла *b* (до 88,7%), а содержание каротиноидов снизилось больше, чем

содержание общего хлорофилла (до 75,6%). Это свидетельствует о возможности использовать содержание и соотношения пулов фотосинтетических пигментов для биоиндикации загрязнения атмосферного воздуха.

Каротиноиды играют важную роль в функционировании фотосинтетического аппарата, и подавление их биосинтеза губительно сказывается на растениях [26]. В системе структурной организации фотосинтетических единиц ФС I и ФС II каротиноиды наряду с хлорофиллами выполняют роль «сборщиков» поглощенной энергии, которая передается из вспомогательных центров к реакционным центрам фотосинтеза. Транспорт электрона и протона между двумя фотосистемами сопряжен с циклом «виолосантин-зеаксантин» [16]. Эпоксикаротиноиды непосредственно участвуют в фосфорилировании [15]. Каротиноиды поглощают часть энергии возбуждения хлорофилла, благодаря чему предотвращается ее использование для активации окисления находящихся в клетках веществ молекулярным кислородом [26]. Высокая ненасыщенность и большая реакционная способность каротиноидов способствуют защите клеток, где они могут быть антиоксидантами, от деструктивных изменений [17, 18]. При подавлении биосинтеза каротиноидов не формируются реакционные центры ФС II, листья растений содержат ФС I с измененным пигментным аппаратом. Нарушение пигментного комплекса «хлорофилл *a* – каротин» приводит к уменьшению эффекта индукции флуоресценции, росту квантового выхода излучения и изменению нативных форм хлорофилла. Накопление каротиноидов повышает фотоустойчивость клеток. Каротиноиды в растениях при действии неблагоприятных факторов среды могут быть использованы в защитно-приспособительных реакциях путем участия непосредственно в качестве окислителей токсических веществ или путем активирования окислительного фосфорилирования и образования АТФ [16, 19].

Содержание серы в хвое

Большинство токсических газов после поглощения их листьями и хвоей локализуется в хлоропластах, вызывая снижение интенсивности или полное ингибирование фотосинтеза, свободно-радикальное фотодинамическое окисление и разрушение клеточных структур [2, 5, 6, 13, 17, 18, 33–36]. Фотосинтетический аппарат клетки проявляет высокую чувствительность к загрязнителям атмосферы, которые могут нарушать световую и темновую стадии фотосинтеза, воздействуя на состояние пигментов, актив-

Табл. 1

Содержание фотосинтетических пигментов в двухлетней хвое сосны обыкновенной (мг/г массы сухого вещества) на территории Березинского биосферного заповедника (контроль – К) и в зонах распространения техногенных эмиссий Новополюцкого НПК (опыт – О)

	Хлорофилл (X)			Каротиноиды (Car)	Отношение		Сумма X(a + b) + Car
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i> + <i>b</i>		Xa/Xb	X(a + b)/Car	
К	0,745 ± 0,095	0,363 ± 0,054	1,108	0,283 ± 0,037	2,052	3,915	1,391
О	0,603 ± 0,077	0,322 ± 0,043	0,925	0,214 ± 0,030	1,873	4,322	1,139
К/О (%)	80,9	88,7	83,5	75,6	91,3	110,4	81,9

Примечание: различия между контролем и опытом статистически достоверны (P ≤ 0,05).

ность ферментов, электронно-транспортную цепь или ламеллярную структуру гран.

Загрязнение воздуха диоксидом серы приводит к поглощению его ассимиляционными органами хвойных пород, что влечет за собой повышение накопления серы в клетках, изменение и нарушение метаболических процессов. Содержание серы в хвое сосны обыкновенной в чистом воздухе варьирует в пределах 0,05–0,09% сухой массы. Сублетальный уровень содержания серы в хвое составляет 0,20%. Повреждение хвойных деревьев, при котором возможна гибель отдельных экземпляров, наступает при среднем содержании серы в хвое в пределах 0,16–0,24%. Уровень накопления серы в хвое сосны, достигающий двойного значения по сравнению с контрольным содержанием, считается токсичным [5, 8, 10, 18].

Содержание серы в хвое сосны обыкновенной на пробных площадях Березинского биосферного заповедника составляет 0,0922%, а в зоне техногенного загрязнения воздуха НПК – 0,1368%, в полтора раза выше, чем в контроле (табл. 2), что должно негативно влиять на физиолого-биохимические процессы жизнедеятельности и устойчивость сосновых фитоценозов.

Сера является жизненно необходимым макроэлементом для растений. При повышении содержания серы до определенного уровня в клетках и тканях стимулируются реакции фосфорилирования и восстановления сульфата, повышается скорость включения серосодержащих аминокислот в белки, увеличивается содержание белков, обогащенных метионином, и ферментов, катализирующих побочные реакции в метаболизме серы. В этот период максимально мобилизуются потенциальные возможности клеток к балансированию всей совокупности ответных реакций на избыток сульфата, усиливается окислительная деградация S-аминокислот, происходит регуляция их синтеза по типу обратных связей. При дальнейшем увеличении содержания серы в клетках возможности регуляции биосинтеза и детоксикации накапливающихся в клетках сульфоксидов резко ограничиваются, что приводит к необратимому нарушению метаболизма серы и сопряженных с ним других метаболических циклов [23].

Двуокись серы является сильнодействующим ассимиляционным ядом [30]. Чистый фотосинтез и потенциальная фотосинтетическая активность у поврежденных SO_2 листьев снижаются [14]. По мнению японских исследователей SO_2 инактивирует первичный донор электронов или сам реакционный центр цепи переноса электронов [33]. SO_2 нарушает протонный градиент, с которым связано образование АТФ [35], ингибирует транспорт электронов в фото-

системе II [27]. Под влиянием 0,1–0,3 ppm SO_2 зарегистрированы уменьшение активности рибулозодифосфаткарбоксилазы, хлорофиллазы, интенсивности фотосинтеза и содержания хлорофилла [36].

Сульфит окисляется до сульфата в цепи транспорта электронов, причем скорость этого процесса больше, чем скорость реакции Хилла [36]. Активация сульфата осуществляется в тилакоидах хлоропластов. Восстановление S-содержащих ионов в хлоропластах тесно связано с фотосинтетическими процессами и контролируется ими [37]. SO_2 вызывает смещение пика абсорбции хлорофилла, окисление хлорофилла и накопление феофитина [32], ингибирует поток электронов от воды к дихлориндофенолу в связи с инактивацией фотосистемы II и нециклического фотосинтеза [33], является разобщителем транспорта электронов и фосфорилирования [34, 18].

Низкие концентрации SO_2 могут стимулировать образование пигментов, а высокие концентрации SO_2 детерминируют снижение накопления хлорофилла, что может быть следствием двух процессов: разрушения хлорофиллов *a* и *b* и превращения их в соответствующие феофитины и уменьшения синтеза хлорофилла [2, 17, 18]. Показано, что под влиянием $0,1-0,3 \cdot 10^{-6} SO_2$ снижается интенсивность фотосинтеза и активность фермента хлорофиллазы, причем распад хлорофилла происходит довольно медленно по сравнению с более быстрым уменьшением интенсивности фотосинтеза [36]. Хлорофилл *a* и каротиноиды более чувствительны к действию SO_2 , чем хлорофилл *b* [2, 13, 17, 18].

Минимальная концентрация SO_2 , вызывающая скрытые повреждения хвои сосны, составляет 20 мкг/м³. Данная концентрация SO_2 определена как допустимая максимально разовая норма загрязнения воздуха для растений. Легкие хронические повреждения растительных клеток наблюдаются при среднегодовой концентрации SO_2 10–20 мкг/м³, средние повреждения (в зависимости от богатства почв) – при 20–40 мкг/м³, а сильные повреждения хвои – при концентрации 70 мкг/м³ и более [24, 25].

Активности пероксидаз и оксидаз в хвое

Деградация каротиноидных пигментов в условиях загрязнения среды может быть сопряжена с их защитной антиоксидантной функцией. Молекулы SO_2 и NO_2 инициируют свободно-радикальные окислительные процессы и образование органических перекисей в клетках растений. Ферменты супероксиддисмутазы, каталаза и пероксидазы рассматриваются как необходимое звено антиоксидантной системы клеток [13, 17, 18, 29].

Табл. 2

Содержание серы и активности пероксидазы, полифенолоксидазы в двухлетней хвое сосны обыкновенной на территории Березинского биосферного заповедника (контроль, К) и в зонах распространения техногенных эмиссий Новополюцкого НПК (опыт, О)

	Содержание серы (% массы сухого вещества)	Активность пероксидазы (Ед/г·с ⁻¹ массы сырого вещества)	Активность полифенолоксидазы (Ед/г·с ⁻¹ массы сырого вещества)
К	0,0922 ± 0,013	3,570 ± 1,017	0,0357 ± 0,0087
О	0,1368 ± 0,027	5,891 ± 1,229	0,0417 ± 0,0122
О/К, %	148,69	165,01	116,81

Примечание: различия между контролем и опытом статистически достоверны ($P \leq 0,05$).

В зоне загрязнения воздуха промышленными газами в хвое сосны значительно возрастает активность пероксидазы (табл. 2).

Гемопротейд пероксидаза (КФ 1.11.1.7) обладает двумя функциями – собственно пероксидазной и оксидазной. Выполняя пероксидазную функцию, пероксидаза катализирует реакции окисления определенных субстратов, при этом перекись играет роль акцептора электронов. К субстратам, окисляемым пероксидазой в присутствии перекиси, относятся практически все фенолы (пирокатехин, пирогаллол, галловая кислота, гваякол), ароматические амины, йодистый водород, аскорбиновая кислота, нитраны и другие вещества. В качестве субстрата оксидазной функции пероксидаза может окислять флороглюцин, диоксифумаровую кислоту, индолилпропионат, индолилбутират, оксалат, кетомалонат, фенилпируват и другие соединения [4]. Определенные пероксидазной активности тканей используют для характеристики экологической и видовой изменчивости, устойчивости растений в экстремальных условиях произрастания и целей биомониторинга. Пероксидаза является активной частью индолилоксидазной ферментативной системы, участвующей в процессах роста и развития растений. При неблагоприятных условиях (при поражении фитопатогенами, в условиях засухи, анаэробнобиоза, засоления почвы) пероксидаза имеет особое значение как аварийный фермент [2, 4, 13, 17]

Увеличение активности пероксидазы (табл. 2) в органах ассимиляции хвойных пород в техногенной среде может быть индикатором изменения качества воздушной среды в результате ее загрязнения промышленными газами, а также свидетельствовать о реализации защитно-приспособительных возможностей растений в неблагоприятных условиях произрастания.

Под влиянием загрязнения воздуха в хвое сосны увеличивается также активность полифенолоксидазы (табл. 2). Медьсодержащий фермент полифенолоксидаза (КФ 1.10.3.1) катализирует окисление орто-дифенолов кислородом с образованием воды и орто-хинонов и может катализировать окисление монофенолов [4].

Наши и литературные и данные позволяют заключить, что увеличение активности пероксидазы и полифенолоксидазы в хвое сосны в техногенной среде может быть следствием перестройки метаболических процессов, в частности дыхательных систем, для реализации защитно-приспособительных возможностей растений и поддержания гомеостаза клеток в экстремальных условиях произрастания.

Показатели фотосинтетической активности

Нами установлено, что активность реакции Хилла в зоне загрязнения воздуха НПК в хвое сосны подавляется в среднем на 11,7%, что свидетельствует об уменьшении скорости потока электронов в хлоропластах (табл. 3). Отмечено также снижение скорости циклического и нециклического фотофосфорилирования, причем скорость нециклического фотофосфорилирования уменьшается в большей мере, чем циклического.

Хроническое загрязнение атмосферного воздуха токсическими газами снижает значение показателя $P/2e^-$ на 11,12% (0,88 в опыте против 0,99 в контроле), что характеризует хлоропласты как менее сопряженные системы (табл. 3).

Указанные в табл. 3 изменения должны приводить к подавлению синтеза АТФ и НАДФ·Н₂. В результате создается дефицит энергии, что детерминирует ингибирование ряда синтезов. Известно, что первичная стадия фотосинтеза обеспечивает не только восстановление CO₂ [2, 4], но и ряд других метаболических процессов, таких как восстановление нитратов и сульфатов, биосинтез белков, липидов и других соединений. Состояние пигментного аппарата определяет интенсивность первичных реакций фотосинтеза. Важным показателем, определяющим первичные реакции фотосинтеза, является фотохимическая активность хлоропластов, позволяющая получить информацию о скорости потока электронов в исследуемом участке электронно-транспортной цепи.

Загрязнение воздуха оказывает меньшее влияние на циклический электронный транспорт по сравнению с нециклическим. Сохранение достаточно высокого уровня циклического фотофосфорилирования, сопряженного с деятельностью только одной длинноволновой фотосистемы фотосинтеза, создает возможности для накопления фосфорилированных интермедиатов восстановительного цикла и последующих биосинтезов. Высокую устойчивость циклического фотофосфорилирования к воздействию различных неблагоприятных факторов среды отмечают многие исследователи [2, 4, 18].

Выводы

1. Загрязнение атмосферного воздуха промышленными эмиссиями Новополицкого НПК, содержащими в своем составе значительное количество токсических газов (диоксида серы, диоксида азота, углеводородов), в диапазоне концентраций «предельно допустимые – фоновые» вызывает нарушение физиолого-биохимического состояния ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной – основной ле-

Табл. 3

Влияние техногенного загрязнения атмосферного воздуха на показатели фотосинтетической двухлетней хвои сосны обыкновенной на территории Березинского биосферного заповедника (контроль, К) и в зонах распространения промышленных эмиссий Новополицкого НПК (опыт, О)

	Фотохимическая активность хлоропластов по восстановлению феррицианида, мг ⁻¹ ·Хл·ч ⁻¹	Фотофосфорилирование в хлоропластах, мкМ Р·мг ⁻¹ ·Хл·ч ⁻¹		Показатель P/2e ⁻
		циклическое	нециклическое	
К	283,14	161,07	103,40	0,99
О	261,25	152,95	90,86	0,88
О/К, %	92,26	94,95	87,87	88,88

Примечание: различия между контролем и опытом статистически достоверны (P ≤ 0,05).

сообразующей породы Беларуси – до появления визуально различимых симптомов повреждения хвои в виде хлорозов и некрозов.

2. В двухлетней хвое сосны обыкновенной на территории Березинского биосферного заповедника накапливается в среднем 0,092% серы в расчете на массу сухого вещества. В зонах загрязнения сосновых лесов промышленными эмиссиями НПК, содержащих диоксид серы, в двухлетней хвое сосны обыкновенной накапливается повышенное содержание серы по сравнению с контрольными образцами – 0,137% в расчете на массу сухого вещества за счет поглощения SO_2 из атмосферного воздуха, что приводит к нарушению функционального состояния ассимиляционного аппарата хвои сосны обыкновенной.

3. Под влиянием загрязнения атмосферного воздуха токсическими газами в диапазоне концентраций «предельно допустимые – фоновые» в двухлетней хвое сосны обыкновенной уменьшается содержание фотосинтетических пигментов и нарушается соотношение пулов зеленых и желтых пигментов. Хлорофилл *a* более чувствителен к загрязнению воздуха, чем хлорофилл *b*. Каротиноиды более чувствительны к действию газообразных токсикантов, чем хлорофилл. Уровень каротиноидов снижается в большей мере, чем общего хлорофилла.

4. Загрязнение воздуха детерминирует повышение активности пероксидазы и полифенолоксидазы, что может быть следствием реализации защитно-приспо-

собительных возможностей растений в неблагоприятных условиях произрастания.

5. На территориях лесных массивов, подверженных промышленному загрязнению, ингибируются первичные световые реакции фотосинтеза (активность реакции Хилла, циклического и нециклического фотофосфорилирования), уменьшается сопряженность электронного транспорта в электронно-транспортной цепи с фотофосфорилированием ($P/2e^-$), что создает дефицит энергообеспечения для жизнедеятельности, роста и развития древесных растений.

6. Изменение физиолого-биохимических критериев ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной, произрастающей в техногенно-загрязненной среде, по сравнению с контрольными заповедными территориями (содержание серы, содержание фотосинтетических пигментов, соотношение пулов хлорофилла и каротиноидов, активность окислительно-восстановительных ферментов пероксидазы и полифенолоксидазы, активность первичных световых реакций фотосинтеза) целесообразно использовать в целях биоиндикации загрязнения атмосферного воздуха токсическими промышленными газами.

7. В зоне загрязнения окружающей среды эмиссиями Новополоцкого НПК выявлены изменения физиолого-биохимических критериев сосновых фитоценозов, детерминирующие снижение их устойчивости, что требует принятия превентивных мер по защите лесов как снижением уровня загрязнения воздуха, так и специфическими компенсаторными мерами.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Акимова ЕФ, Кузьмин АП, Хаскин ВВ. Экология: Природа – Человек – Техника. М.: ЮНИТИ-ДАНА; 2001.
2. Барахтенова ЛА, Николаевский ВС. Влияние сернистого газа на фотосинтез растений. Новосибирск: Наука; 1988.
3. Шуберт Р., ред. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. М.: Мир; 1988.
4. Гавриленко ВФ, Ладыгина МЕ, Хандобина ЛМ. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. М.: Высшая школа; 1975.
5. Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. М.: Мир; 1979.
6. Илькун ГМ. Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наукова думка; 1978.
7. Коршиков ИИ, Котов ВС, Михеенко ИП, Игнатенко АА, Чернышев ЛВ. Взаимодействие растений с техногенно загрязненной средой. Устойчивость. Фитоиндикация. Оптимизация. Киев: Наукова думка; 1995.
8. Кулагин ЮЗ. Лесообразующие породы, техногенез и прогнозирование. М.: Наука; 1980.
9. Кулагин ЮЗ. Индустриальная дендрозкология и прогнозирование. М.: Наука; 1985.
10. Сидорович ЕА, ред. Лесные ландшафты Беларуси. Минск: Навука і тэхніка; 1992.
11. Алексеев ВА, ред. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука; 1992.
12. Могилева ГА, Сахарова ОВ, Заленский МИ. Методика массовых определений фотохимической активности и фотофосфорилирования на пшенице. Труды по прикладной ботанике, генетике, селекции. 1978;61(3):111-8.
13. Николаевский ВС. Биологические основы газостойчивости растений. Новосибирск: Наука; 1979.
14. Нобл РД, Такемото БК. Влияние двуокиси серы на фотосинтез. В кн.: Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 2. Таллин; 1982. с. 9-25.
15. Петренко СГ, Берштейн БИ, Волкова НВ. О механизме участия каротиноидов в образовании АТФ в хлоропластах. В кн.: Физиология и биохимия культурных растений. Т. 2. М.; 1970. с. 431-41.
16. Сапожников АП. Некоторые аспекты исследования виолоксантинового цикла. В кн.: Хлорофилл. Минск: Наука и техника; 1974. с. 110-9.

17. Сергейчик СА. Устойчивость древесных растений в техногенной среде. Минск: Навука і тэхніка; 1994.

18. Сергейчик СА, Сергейчик АА, Сидорович ЕА. Экологическая физиология хвойных пород Беларуси в техногенной среде. Минск: Беларуская навука; 1998.

19. Синешков ВА, Гостимский СА, Беляева ОВ. Исследование комплекса хлорофилл *a* – каротин и миграция энергии с пониженным содержанием пигментов. Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1982;(7):29-38.

20. Сергейчик СА. Экология. Минск: Современная школа; 2010.

21. Смит УХ. Лес и атмосфера. Взаимодействие между лесными экосистемами и примесями атмосферного воздуха. М.: Прогресс; 1985.

22. Тарабрин ВП, Кондратюк ЕН, Башкатов ВГ. Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей. Киев: Наукова думка; 1986.

23. Шевякова НИ. Метаболизм серы в растениях. М.: Наука; 1979.

24. Шульц Х. Биохимическая индикация хвои – способ раннего распознавания эффектов повреждения. В кн.: Биоиндикация и биомониторинг. М.: Наука; 1991. с. 70-8.

25. Фрэй ТЭА. Экофизиологические аспекты проблемы усыхания лесов. В кн.: Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. М.: Наука; 1987. с. 139-42.

Общий список литературы/Reference List

1. Akimova YeYe, Kuzmin AP, Haskin VV. *Ekologiya: Proroda – Chelovek – Tekhnika*. Moscow: UNITY-DANA; 2001. (In Russ.)

2. Barakhtenova LA, Nikolayevskiy VS. *Vliyaniye Sernistogo Gaza na Fotosintez Rasteniy* [Effects of sulfur dioxide on photosynthesis in plants]. Novosibirsk: Nauka; 1988. (In Russ.)

3. R. Schubert, ed. *Bioindikatsiya Zagrizneniy Nazmnykh Ekosystem* [Bioindication of Pollution of Terrestrial Ecosystems]. Moscow: Mir; 1988. (In Russ., translated from German)

4. Gavrilenko VF, Ladygina ME, Handobina LM. *Bolshoy Praktikum po Fiziologii Rasteniy. Fotosintes. Dyhkaniye* [Comprehensive Tutorial of Plant Physiology. Photosynthesis. Breathing]. Moscow: Vysshaya Shkola; 1975. (In Russ.)

5. Guderian R. *Zagriazneniye Vozdushnoy Sredy* [Air Pollution]. Moscow: Mir; 1979. (In Russ.)

6. Ilkun GM. *Zagriazniteli Atmosfery i Rasteniya* [Air Pollutants and Plants]. Kiev: Naukova Dumka, 1978. (In Russ.)

7. Korshikov II, Kotov VS, Mikheyenko IP, Ignatenko AA, Chernyshev LV. [Vzaimodeystviye Rasteniy s Tekhnogenno Zagriaznennoy Sredoy. Ustoychivost'. Fitoindikatsiya. Optimizatsiya] [Plants Interaction with Anthropogenically Polluted Environment: Tolerance, Phytoindication, and Optimization]. Kiev: Naukova Dumka; 1995. (In Russ.)

8. Kulagin YuZ. *Lesobrazuyuschiye Porody, Tekhnogenez i Prognozirovaniye* [Wood-Forming

Plant Species, Technogenesis and Forecasting]. Moscow: Nauka; 1980. (In Russ.)

9. Kulagin YuZ. *Industrialnaya Dendroekologiya i Prognozirovaniye* [Industrial Dendroecology and Forecasting]. Moscow: Nauka; 1985. (In Russ.)

10. Sidorovich YeA, ed. *Lesnye Landshafty Belarusi* [Forest Landscapes of Belarus] Minsk: Navuka i Tekhnika; 1992. (In Russ.)

11. Alekseyev VA, ed. *Lesnye Ekosystemy i Atmosfernoye Zagriazneniye* [Forest Ecosystems and Air Pollution]. Leningrad: Nauka; 1992. (In Russ.)

12. Mogilev GA, Sakharov OV, Zalensky MI. [The technique of mass determination of photochemical activity and phosphorylation in wheat. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektzii*. 1978;61(3):111-8. (In Russ.)

13. Nikolayevskiy VS. *Biologicheskiye Osnovy Gazoustoychivosti Rasteniy* [The Biological Basis of Gas Resistance of Plants]. Novosibirsk: Nauka; 1979. (In Russ.)

14. Noble RD, Takemoto BK. Effects of sulfur dioxide on photosynthesis. In: *Vzaimodeystviye Lesnykh Ekosystem i Atmosfernykh Zagriazniteley* [Interaction of Forest Ecosystems and Atmospheric Pollutants. Part 2]. Tallinn; 1982. p. 9-25.

15. Petrenko SG, Bernstein BI, Volkova NV. On the mechanism of participation of carotenoids in the ATP formation of in chloroplasts. In: *Fiziologiya i Biokhimiya Kulturnykh Rasteniy* [Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants]. Moscow; 1970. Vol. 2. p. 431-41. (In Russ.)

16. Sapozhnikov AP. [Some aspects of studying the violoxanthine cycle]. In: *Khlorofill*. Minsk: Nauka i Tekhnika; 1974. p. 110-19. (In Russ.)

17. Sergeichik SA. *Ustoychivost' Drevesnykh Rasteniy v Tekhnogennoy Srede* [Stability of Woody Plants in Man-Impacted Environment]. Minsk: Navuka i Tekhnika; 1994. (In Russ.)

18. Sergeichik SA, Sergeichik AA, Sidorovich EA. *Ekologicheskaya Fiziologiya Khvoynykh Porod Belarusi v Tekhnogennoy Srede* [Environmental Physiology of Belarus Conifers in Anthropogenic Environment]. Minsk: Belaruskaya Navuka; 1998. (In Russ.)

19. Sineschshekov VA, Gostimsky SA, Belyaeva OV. [A Study of the complex of chlorophyll *a* and carotene and of energy migration reduced pigment content]. *Nauchnye Doklady Vyshey Shkoly Biologicheskiye Nauki*. 1982;(7):29-38. (In Russ.)

20. Sergeichik SA. *Ekologiya*. Minsk: Sovremennaya Shkola; 2010. (In Russ.)

21. Smith WH. *Les i Atmosfera. Vzaimodeystviye Mezhdru Lesnymi Ekosistemami I Primesiami Atmosfernogo Vozdugha* [The Forest and the atmosphere. The Interaction Between Forest Ecosystems and Air Impurities]. Moscow: Progress; 1985. (In Russ, translated from English.)

22. Tarabrin VP, Kondratiuk EN, Bashkatov VG. *Fitotoksichnost' Organicheskikh i Neorganicheskikh Zagriazniteley* [Phytotoxicity of organic and inorganic contaminants]. Kiev: Naukova Dumka; 1986. (In Russ.)

23. Shevyakova NI. *Metabolizm Sery v Rastenyakh* [Sulfur Metabolism in Plants]. Moscow: Nauka; 1979. (In Russ.)

24. Schultz H. [Biochemical indication of acerose foliage for early detection of the effects of damage. In: Bioindikatsiya i Biomonotoring [Bioindication and Biomonitoring]. Moscow: Nauka; 1991. p. 70-8. (In Russ.)
25. Frey TEA. [Ecophysiological aspects of forests desiccation]. In: Vliyaniye Promyshlennykh Predpriyatiy na Okruzhayuschuyu Sredu [The impact of Industrial Enterprises on the Environment. Moscow: Nauka; 1987. p. 139-42. (In Russ.)
26. Britton G. Carotenoid biosynthesis – a target for the herbicide activity. *Z Naturforsch.* 1979;34(11):979-85.
27. Ellenson JL, Amundson RS. Delayed light imaging for the early detection of plant stress. *Science.* 1982;215:1102-06.
28. Karweta S, Godzik S, Poborski P, Staszewski P. Stan zagrozenia wybranych elementow srodowiska przyrodniczego w regionie Sitkowki-Nowin. *Arch Ochr Srod.* 1984;3-4:61-80.
29. McCord JH, Day ED. Superoxide dependent production of hydroxyl radical catalysed by iron/EDTA complex. *FEBS Lett.* 1987;86:139-41.
30. Olszyk DM, Bytnerowicz A, Fox CA, Kats G, Dawson PJ, Wolf J. Injury and physiological responses of *Larrea tridentate* (DC.) coville exposed in situ to sulfur dioxide. *Environ Pollut.* 1987;48:197-211.
31. Poovaiah BW, Leopold AC. Effects of inorganic salts on tissue permeability. *Plant Physiol.* 1976;58:182-5.
32. Puckett KJ, Nieboer E, Flora WP, Richardson DHS. Sulphur dioxide effect on photosynthetic ^{14}C fixation in lichens and suggested mechanisms of phytotoxicity. *New Phytol.* 1973;72:141-154.
33. Himazaki K, Sugahara K. Inhibition site of the electron transport system in lettuce chloroplasts by fumigation of leaves with SO_2 . *Plant and Cell Physiol.* 1980;21:125-35.
34. Silvius JE, Ingle M, Baer CH. Sulfur dioxide inhibition of photosynthesis in isolated spinach chloroplasts. *Plant Physiol.* 1975;56:434-7.
35. Wellburn AR, Higginson C, Robinson D, Walmley C. Biochemical explanations of more than additive inhibitory effects of low atmospheric levels of sulfur dioxide plus nitrogen dioxide upon plant. *New Phytol.* 1981;88:223-7.
36. Ziegler I. The effect of SO_2 pollution on plants metabolism. *Residue Rev.* 1975;56:79-105.
37. Ziegler I, Hampp R. Control of $^{35}\text{SO}_4^{2-}$ and $^{35}\text{SO}_3^{2-}$ incorporation into spinach chloroplasts during photosynthetic CO_2 fixation. *Planta.* 1977;137:303-7.

