

УДК 582.475:581.1:504.5

## **ВЛИЯНИЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА МИНЕРАЛЬНЫЙ И ВОДНЫЙ РЕЖИМ СОСНЫ И ЕЛИ**

**Т. А. Сазонова, В. Б. Придача**

*Институт леса Карельского научного центра РАН*

Исследовали показатели минерального и водного обменов (содержание и соотношение *NPK* в хвое, водный дефицит, определяемый по величине водного потенциала охвоенных побегов) сосны обыкновенной и ели сибирской в условиях воздействия на них выбросов промышленных предприятий. Переменными этих процессов характеризовали функциональное состояние растений. Одновременно по визуальным признакам (форма кроны, продолжительность жизни и степень поврежденности хвои) оценивали их жизненное состояние. Выявили нелинейное уменьшение содержания *N*, возрастание содержания *K* и водного дефицита с ухудшением жизненного состояния деревьев. Установили более тесные связи между этими показателями и жизненным состоянием у ели по сравнению с сосной. Показали важность потенциального функционального состояния растительного организма при его реагировании на неблагоприятные воздействия.

**Ключевые слова:** *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., содержание и соотношение *NPK*, водный потенциал, жизненное состояние, промышленное загрязнение.

### **T. A. Sazonova, V. B. Pridacha. EFFECT OF INDUSTRIAL POLLUTION ON MINERAL AND WATER METABOLISM IN PINE AND SPRUCE**

Parameters of mineral and water metabolism (*NPK* content and ratio in needles, water deficit determined from the value of the water potential of needled shoots) in Scots pine and Siberian spruce affected by air-borne industrial pollution were investigated. Variables of these processes were used to characterize the functional condition of the plants. Simultaneously, the vitality status was determined by visual traits (crown shape, needle life span and degree of damage). Non-linear decrease in *N* content, increase in *K* content and water deficit were found to accompany deterioration of the tree vitality status. Spruce was found to have closer correlations between these parameters and the vitality status than pine. Importance of the potential functional condition of a plant organism in its response to adverse impacts was demonstrated.

**Key words:** *Picea obovata* Ledeb.; *Pinus sylvestris* L.; water potential; *NPK* content and ratio; vitality category; industrial pollution.

---

Наблюдаемое в настоящее время усиление воздействия выбросов промышленных предприятий на лесные экосистемы приво-

дит к существенным изменениям в структуре древесных растений [Ярмишко, 1997; Жиров и др., 2007 и др.], отмечается снижение густоты

кроны за счет преждевременного опадения или недоразвития листьев (хвои), изреживания скелетной части кроны и т. д. [Алексеев, 1990; Ярмишко, 1997 и др.]. В ряде работ показано изменение морфометрических показателей хвои [Ярмишко, 1997; Сухарева, Лукина, 2004; Таланова-Шэр, 2004; Михайлова и др., 2006]. Уменьшение линейных параметров хвои (листа) связывают, в частности, с негативным воздействием тяжелых металлов на растяжение клеток [Stern et al., 1984; Oren et al., 1988] вследствие нарушения эластичности клеточных стенок и формирования микротрубочек [Buzynski, Jakobi, 1983; Иванов и др., 2003]. Некоторые исследователи сокращение продолжительности жизни хвои объясняют ухудшением состояния дерева. Так, если у здоровых деревьев хвоя была 6–9 лет жизни, то у усыхающих оставалась только хвоя 1–2 года жизни [Ярмишко, 1997; Лукина, Никонов, 1998]. Кроме того, изменение массы хвои связывают с изменением площади проводящей ксилемы дерева [Кайбиянен и др., 1995а]. Так, например, в условиях промышленного загрязнения для сосны было показано, что у усыхающего дерева было 12 живых мутовок, из них только 5 колец участвовало в транспорте воды полностью и 4 – частично, тогда как у здорового было 17 живых мутовок, и все 17 колец ксилемы проводили воду по окружности.

Изменения в морфометрических признаках деревьев свидетельствуют об усилении (наряду с естественной) дифференциации деревьев по жизненному состоянию в условиях воздействия на них промышленных поллютантов, и эти признаки были положены в основу шкалы категорий их жизненного состояния [Алексеев, 1990; Ярмишко, 1997 и др.].

В то же время для понимания реакции растительного организма на промышленное загрязнение необходим учет физиологических особенностей деревьев разного жизненного состояния. Наиболее тесно связанными с внешней средой и зависящими от внутренних параметров растения, а поэтому отражающими в целом его жизнедеятельность являются минеральный и водный обмены. Универсальным показателем водного статуса растений признан водный потенциал – косвенная характеристика водного дефицита. В минеральном питании растений традиционно выделяют три основных элемента, которые связаны с такими важными для жизнедеятельности растений процессами, как продуцирование органического вещества ( $N$ ), энергетика растений ( $P$ ) и регуляция обменных процессов ( $K$ ). Предполагается, что по соотношению этих трех элементов можно судить о сбалансированности основных ме-

таболических процессов, т. е. соотношение  $N : P : K$  является не только показателем уровня минерального питания, но и характеризует функциональное состояние растений [Вахмистров, Воронцов, 1997 и др.].

Цель работы – исследовать показатели минерального и водного обменов (содержание и соотношение  $NPK$  в хвое, водный дефицит, определяемый по величине водного потенциала охвоенных побегов) сосны и ели, характеризующие функциональное состояние деревьев в условиях воздействия на них промышленных поллютантов.

## Объекты и методы исследования

Работу проводили в районе действия Мончегорского комбината «Североникель» (Мурманская область, Кольский полуостров). Основными компонентами его выбросов являются  $SO_2$  и тяжелые металлы [Крючков, Макарова, 1989; Ярмишко, 1997; Лукина, Никонов, 1998]. Пробные площади располагались на расстоянии 30 км от источника загрязнения в зоне начальной деградации экосистем. Годовое выпадение сульфатной серы в этой зоне составляет 1000–2000 кг км<sup>-2</sup>, сумма металлов 50–500 кг км<sup>-2</sup>, концентрация  $SO_2$  в воздухе – 0,04 мг м<sup>-3</sup> [Васильева и др., 2000].

Объектами исследования были два вида доминанта восточноевропейской тайги – 60–80-летние растения сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и 100–120-летние ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), произрастающие соответственно в сосняке кустарничково-лишайниковом и ельнике кустарничково-зеленомошном. По визуальным признакам были выделены деревья четырех категорий жизненного состояния [Ярмишко, 1997].

I категория состояния – здоровые деревья. Кроны без выраженных следов повреждений имели густую зеленую хвою с продолжительностью жизни 6–9 лет, что характерно для региона. Сухие ветви II-го порядка были сосредоточены только в нижней части кроны.

II категория – ослабленные деревья. Крона изрежена приблизительно на 40–45 % в результате недоразвития, повреждения и преждевременного опадения хвои, а также сокращения прироста побегов. Средняя продолжительность жизни хвои снижена на 1,5–2 года по сравнению со здоровыми деревьями. У части хвои отмечалось наличие хлорозов и некрозов. Усыхание части ветвей II-го порядка наблюдалось не только в нижней, но и в средней части крон.

III категория – сильно ослабленные деревья. Кроны изрежены на ~75–80 % за счет

повреждения, усыхания и опадения половины побегов разных порядков ветвления. Продолжительность жизни хвои не превышает в среднем двух лет.

IV категория – усыхающие деревья. Кроны разрушены, их изреженность составляет более 90 %. Продолжительность жизни хвои не превышает 2–3 лет, треть деревьев имеют хвою только текущего года, цвет хвои изменен.

Каждую категорию характеризовали 5–10 деревьями. Образцы хвои или охвоенных побегов отбирали с верхней трети кроны дерева.

Исследования проводили в течение двух вегетационных периодов, растительные образцы для определения в них минеральных элементов отбирали в фазу окончания роста (август), водные потенциалы охвоенных побегов ( $\Psi$ ) определяли в июле – августе в разное время суток и разным сочетанием гидрометеорологических переменных.

Химический анализ проводили в лаборатории физиологии и цитологии древесных растений и аналитической лаборатории Института леса КарНЦ РАН. Содержание азота ( $N$ ), фосфора ( $P$ ), калия ( $K$ ) в хвое определяли в одной пробе после мокрого озоления согласно методическим указаниям [Методическое руководство..., 1990]. Повторность проб трехкратная. Водные потенциалы охвоенных побегов измеряли с помощью камеры давления [Scholander et al., 1964; Сазонова, 1979], температуру и относительную влажность воздуха – стандартными метеоприборами.

Результаты экспериментов представлены в виде средней арифметической величины и стандартной ошибки. Для обработки экспери-

ментальных данных использовали дисперсионный, корреляционный и регрессионный анализы (программа Statistica для Windows 5.0). Для разделения деревьев сосны и ели по степени угнетенности использовали кластерный анализ (программа Statgraphics 2.1 для Windows). Разность между двумя соотношениями  $N : P : K$  выражали как корень квадратный из суммы квадратов разностей долей отдельных элементов:  $\Delta_y = \sqrt{\Delta_N^2 + \Delta_P^2 + \Delta_K^2}$  [Вахмистров и др., 1986].

## Результаты

Сопоставление содержания основных элементов минерального питания  $NPK$  в хвое деревьев сосны и ели разного жизненного состояния выявило значимые различия содержания макроэлементов в хвое деревьев разных категорий, а также их разнонаправленное нелинейное изменение (табл. 1). Так, например, у сосны с ухудшением жизненного состояния содержание  $N$  в хвое деревьев IV категории, по сравнению с I категорией, уменьшилось на 7 % ( $r = -0,50$ ,  $R^2 = 25$  %), содержание  $K$  в IV категории, напротив, увеличилось на 33 % ( $r = 0,74$ ,  $R^2 = 55$  %). У ели в хвое деревьев III категории, по сравнению с I категорией, содержание  $N$  уменьшилось ( $r = -0,52$ ,  $R^2 = 27$  %) и  $K$  – увеличилось ( $r = 0,73$ ,  $R^2 = 53$  %) соответственно на 19 и 24 %; при этом в IV категории состояния содержание  $K$ , напротив, уменьшилось на 10 %. Четкой зависимости содержания фосфора от жизненного состояния дерева нам обнаружить не удалось.

Соотношение  $N : P : K$  в хвое сосны и ели с ухудшением категории состояния дерева также

Таблица 1. Содержание  $NPK$  (% от сухого веса) и их доли в соотношении  $N : P : K$  (%) в двухлетней хвое деревьев сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea obovata* Ledeb.) разного жизненного состояния

Показатель	Категория жизненного состояния				$F_r^*$ ( $F_{st} = 2,90$ ), $p < 0,05$
	Здоровые (I)	Ослабленные (II)	Сильно ослабленные (III)	Усыхающие (IV)	
Сосна					
$N$	$1,01 \pm 0,02$	$1,00 \pm 0,01$	$0,97 \pm 0,01$	$0,94 \pm 0,02$	11,59
$P$	$0,13 \pm 0,01$	$0,15 \pm 0,01$	$0,17 \pm 0,01$	$0,14 \pm 0,01$	6,12
$K$	$0,27 \pm 0,01$	$0,28 \pm 0,01$	$0,39 \pm 0,01$	$0,36 \pm 0,01$	38,32
Доля $N$	$71,3 \pm 0,3$	$70,7 \pm 0,9$	$63,6 \pm 0,2$	$65,7 \pm 0,4$	48,18
Доля $P$	$9,7 \pm 0,2$	$10,0 \pm 0,7$	$11,6 \pm 0,2$	$10,0 \pm 0,3$	3,97
Доля $K$	$19,0 \pm 0,3$	$19,3 \pm 0,3$	$24,9 \pm 0,4$	$24,3 \pm 0,4$	77,69
Ель					
$N$	$0,88 \pm 0,04$	$0,75 \pm 0,01$	$0,71 \pm 0,02$	$0,75 \pm 0,02$	12,37
$P$	$0,16 \pm 0,01$	$0,16 \pm 0,01$	$0,15 \pm 0,01$	$0,18 \pm 0,01$	7,77
$K$	$0,46 \pm 0,01$	$0,53 \pm 0,01$	$0,57 \pm 0,01$	$0,51 \pm 0,01$	35,12
Доля $N$	$58,3 \pm 0,4$	$52,3 \pm 0,2$	$50,0 \pm 0,4$	$50,0 \pm 1,0$	44,59
Доля $P$	$11,0 \pm 0,3$	$11,0 \pm 0,0$	$11,3 \pm 0,3$	$13,0 \pm 0,5$	8,25
Доля $K$	$30,7 \pm 0,2$	$36,7 \pm 0,2$	$38,7 \pm 0,6$	$37,0 \pm 0,5$	65,33

Примечание. Здесь и в табл. 2:  $F_r^*$  – критерий Фишера эмпирический,  $F_{st}$  – критерий Фишера табличный,  $p$  – уровень значимости.

значимо изменилось – уменьшилась доля *N* и увеличилась доля *K*. У сосны коэффициенты *r* и *R*<sup>2</sup> для доли *N* и *K* в хвое составили –0,74, 55 % и 0,83, 68 % соответственно, для ели, соответственно, –0,88, 77 % и 0,90, 81 %. Достоверной зависимости доли фосфора в хвое исследуемых видов от категории состояния не обнаружили. Разница между соотношениями *N* : *P* : *K* в хвое деревьев I и IV категории составила для сосны и ели 7 и 10 % соответственно.

Диапазоны варьирования водных потенциалов охвоенных побегов ( $\Psi$ ) в период наблюдений были сходными у деревьев разного жизненного состояния. Однако колебания  $\Psi$  в пределах этого диапазона были определенным образом связаны с состоянием растений. Зависимость водного дефицита, характеризуемого величиной  $\Psi$ , от жизненного состояния дерева носила нелинейный характер. Как правило, водный дефицит у сосны и ели нарастал ( $\Psi$  уменьшался) от I к III и несколько уменьшался ( $\Psi$  увеличивался) или не изменялся до IV категории состояния. При этом связь  $\Psi$  с жизненным состоянием была более тесной у ели по сравнению с сосной, о чем свидетельствовали более высокие коэффициенты детерминации (*R*<sup>2</sup>) (табл. 2).

Следует отметить, что достоверные различия в величинах  $\Psi$ , связанные с жизненным состоянием дерева, наблюдались, прежде всего, в моменты их резких изменений. В суточной динамике это, в первую очередь, утренние и вечерние часы, когда восход или заход солнца вызывает быстрые изменения интенсивности

ФАР, температуры и относительной влажности воздуха. Сопоставление величин  $\Psi$  для выборки деревьев сосны разного жизненного состояния выявило их значимые различия 4 июля в 8 ч и для ели – 10 июля в 0, 6, 9, 24 ч. Измерения  $\Psi$  деревьев сосны в 13 ч и ели в 12, 16 и 18 ч различий в связи с категорией состояния не обнаружили. Иногда резкие изменения погодных условий наблюдались и в дневное время. Так, например, сухая жаркая погода в течение нескольких июльских дней сформировала значительный водный дефицит в деревьях сосны и ели, непродолжительный обильный дождь и затем вновь солнечная погода, наблюдаемые в дневное время 23 июля, привели к значительным колебаниям водного дефицита. Выполненные сразу после этого измерения  $\Psi$  выявили значимые различия в связи с жизненным состоянием деревьев. В холодные влажные дни, характеризующиеся небольшим водным дефицитом и его слабыми колебаниями, величина  $\Psi$  не зависела от категории состояния дерева. Примером такой ситуации являются данные, полученные 9 июля.

Таким образом, между содержанием и соотношением *NPK* в хвое, водным потенциалом охвоенных побегов и жизненным состоянием дерева существует определенная и, как правило, нелинейная связь. Для более глубокого анализа этих взаимосвязей и подтверждения возможности использования физиологических показателей для оценки жизненного состояния растения применили кластерный анализ.

Таблица 2. Водные потенциалы (МПа) охвоенных побегов деревьев сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea obovata* Ledeb.) разного жизненного состояния

Вид	Дата	Время, час	Т, °С	Н, %	Категория жизненного состояния				Дисперсионный анализ			Регрессионный анализ	
					Здоровые (I)	Ослабленные (II)	Сильно ослабленные (III)	Усыхающие (IV)	F <sub>f</sub>	F <sub>st</sub>	p	R <sup>2</sup> , %	p
Сосна	4.07	8	14	70	-0,87 ± 0,08	-1,02 ± 0,05	-1,01 ± 0,03	-1,08 ± 0,10	3,28	13,38	0,0000*	52,9	0,0000
		13	25	45	-1,01 ± 0,06	-1,04 ± 0,08	-1,01 ± 0,06	-1,00 ± 0,06	3,13	0,25	0,8605	-	-
Ель	10.07	0	7	73	-0,68 ± 0,03	-0,76 ± 0,07	-0,91 ± 0,10	-0,87 ± 0,10	3,27	11,24	0,0001*	50,3	0,0001
		6	7	85	-0,43 ± 0,06	-0,49 ± 0,04	-0,66 ± 0,13	-0,66 ± 0,16	3,22	6,63	0,0023*	42,2	0,0018
		9	15	80	-1,03 ± 0,05	-1,10 ± 0,06	-1,30 ± 0,10	-1,21 ± 0,12	3,25	15,04	0,0000*	54,7	0,0000
		12	19	50	-1,18 ± 0,13	-1,29 ± 0,07	-1,31 ± 0,15	-1,32 ± 0,08	3,28	2,46	0,0831	-	-
		16	25	40	-1,34 ± 0,18	-1,36 ± 0,16	-1,38 ± 0,17	-1,43 ± 0,10	3,24	0,42	0,7432	-	-
		18	20	50	-1,18 ± 0,13	-1,18 ± 0,10	-1,23 ± 0,07	-1,19 ± 0,07	3,22	0,42	0,7432	-	-
		24	10	75	-0,65 ± 0,07	-0,73 ± 0,09	-0,93 ± 0,18	-0,87 ± 0,09	3,36	13,77	0,0000*	49,2	0,0000
Сосна	23.07	16	27	45	-1,16 ± 0,10	-1,26 ± 0,06	-1,31 ± 0,09	-1,30 ± 0,09	3,47	7,95	0,0002*	33,7	0,0001
Ель					-1,33 ± 0,11	-1,29 ± 0,11	-1,59 ± 0,17	-1,55 ± 0,21	3,35	10,01	0,0001*	62,1	0,0000
Сосна	9.07	13	8	70	-0,74 ± 0,03	-0,71 ± 0,05	-0,70 ± 0,07	-0,70 ± 0,03	3,49	0,48	0,7047	-	-
Ель					-0,79 ± 0,09	-0,86 ± 0,14	-0,94 ± 0,08	-0,91 ± 0,08	3,24	3,08	0,0466	-	-

Примечание. \* – различия достоверны. Т – температура воздуха, Н – относительная влажность воздуха. R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации.

Данный подход с использованием в анализе значений содержания и соотношения *NPK* в хвое позволил выделить для сосны и ели три функциональных кластера (условно исходный, переходный, катастрофический), которые характеризуются определенным биохимическим статусом по исследуемым показателям (рис. 1). Например, как для сосны, так и для ели можно отметить общую закономерность – включение в первый исходный кластер деревьев с высокими значениями содержания и доли *N* и, напротив, небольшими значениями содержания и доли *K*.

Для третьего, катастрофического кластера характерно снижение содержания и доли *N* и рост содержания и доли *K* по сравнению с первым кластером. Второй, переходный кластер имеет промежуточные значения исследуемых показателей. При этом следует отметить, что процентное соотношение деревьев по категориям в каждом кластере различалось для сосны и ели (рис. 2). Так, у сосны первый кластер составили деревья I и II категорий, соответственно 60 и 40 %, тогда как у ели – только I категории (100 %). Во второй кластер у сосны и ели вошли деревья

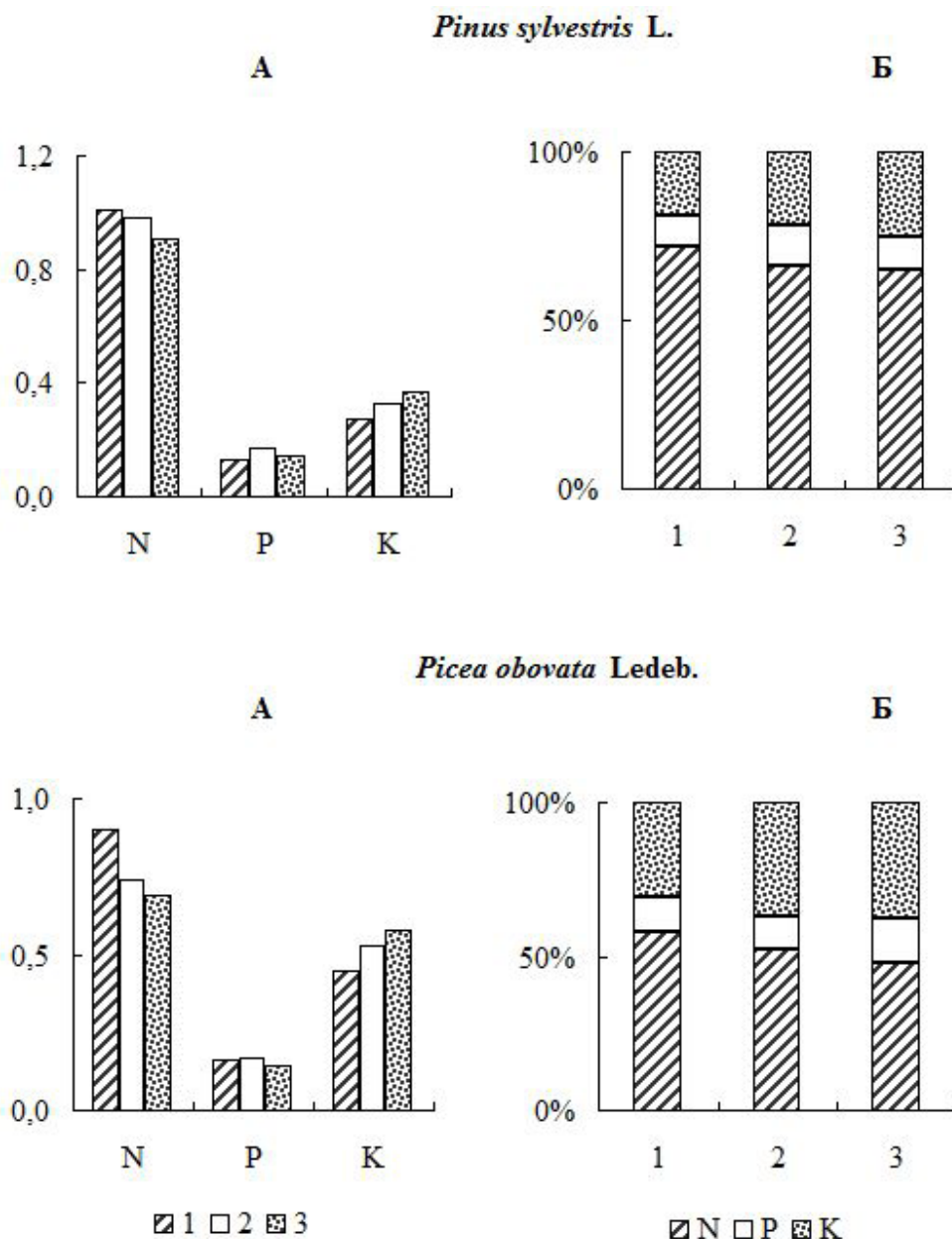
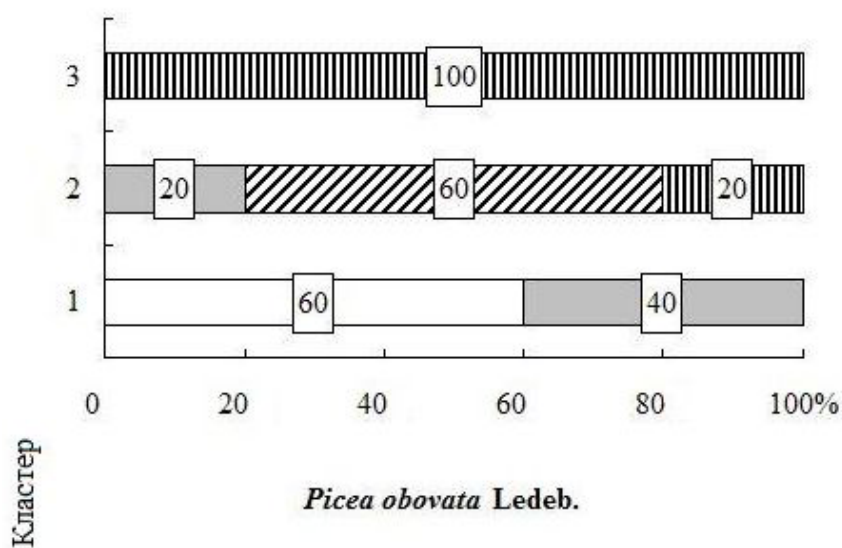


Рис. 1. Содержание *N, P, K* (% от сухого веса, А) и их доли в соотношении *N : P : K* (Б) в хвое деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. по результатам кластерного анализа:

1, 2, 3 – кластеры

*Pinus sylvestris* L.



*Picea obovata* Ledeb.

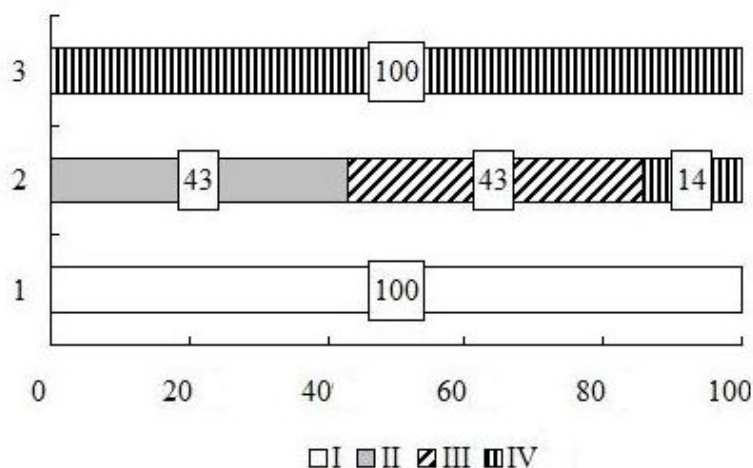


Рис. 2. Процентное соотношение деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. по категориям состояния в кластере (данные по содержанию и соотношению NPK)

II, III и IV категорий, соответственно 20, 60, 20 % и 43, 43, 14 %. Третий кластер как у сосны, так и у ели составили деревья только IV категории состояния (100 %). При этом распределение всех деревьев сосны и ели по кластерам также различалось. Так, у сосны в первый, второй и третий кластеры вошли 42, 42 и 16 % всех деревьев, тогда как у ели – соответственно 25, 58 и 17 %. Полученный результат свидетельствует о разном метаболическом ответе деревьев сосны и ели на ослабление жизненного состояния в условиях загрязнения.

Распределение деревьев по трем кластерам было получено и в том случае, когда в основу кластеризации в качестве признаков были положены данные по  $\Psi$  охвоенных побегов деревьев

сосны и ели разного жизненного состояния. Как следует из рис. 3, в каждом кластере оказались представленными деревья разных категорий, и их распределение различалось у сосны и ели. Так, если у ели первый кластер составили только деревья I (54 %) и II (46 %) категорий состояния, то у сосны – деревья всех категорий (I – 39, II – 22, III – 22 и IV – 17 %). Во второй кластер у ели вошли в основном деревья III (50 %), IV (38 %) и немного II (12 %) категорий, а у сосны в этот кластер, как и в первый, – деревья всех категорий (I – 12, II – 13, III – 37, IV – 38 %). И, наконец, третий кластер был представлен двумя категориями деревьев ели – III (43 %) и IV (57 %) и тремя сосны – I (16 %), II (67 %) и IV (17 %). Для деревьев ели было характерно более четкое

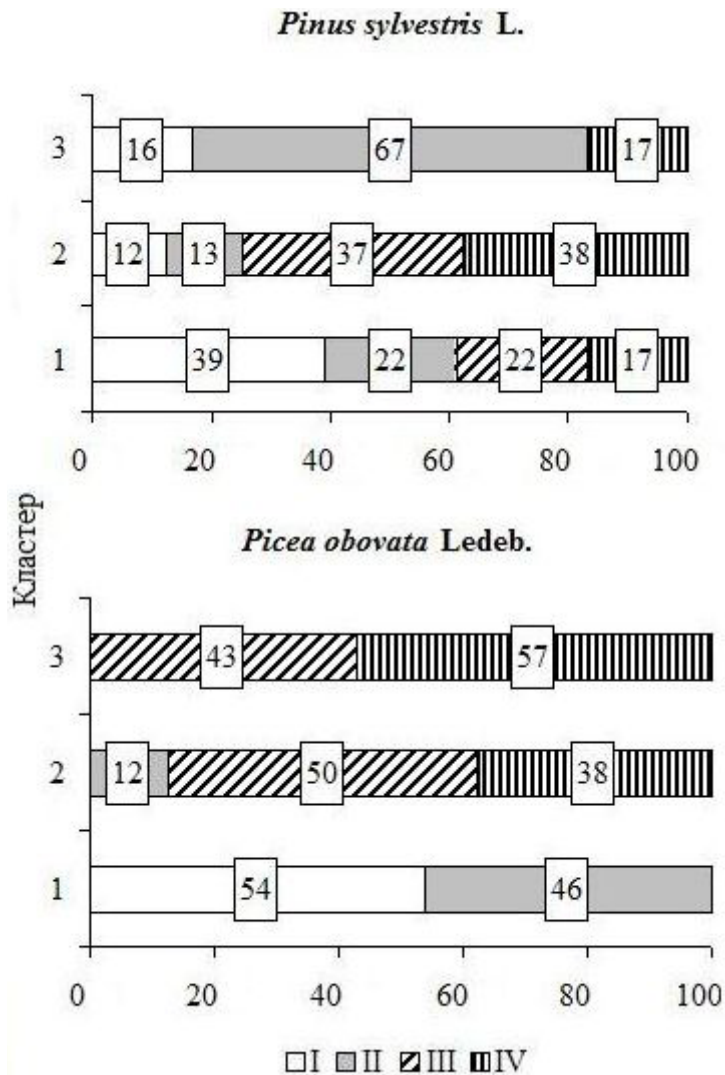


Рис. 3. Процентное соотношение деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. по категориям состояния в кластере (данные по водным потенциалам)

соответствие между категорией жизненного состояния, определяемой визуально и по величине водного дефицита. Так, в первый кластер, которому соответствует более «благоприятный» водный режим, вошли деревья ели и визуально более «благополучные» (I–II категорий), второй, как переходный, вобрал все, кроме I категории, и, наконец, третий, характеризующий менее «благоприятный» водный режим, составили и визуально более поврежденные деревья (III–IV категорий). Напротив, для деревьев сосны характерно почти полное несоответствие между категориями состояния, определенными визуально и по физиологическому показателю. Так, первый («благоприятный») и второй («переходный») кластеры представлены деревьями сосны всех категорий, а третий (наименее «благоприятный») – напротив, визуально близкими к норме

деревьями I-й и II-й категорий и небольшой процент деревьев действительно поврежденных (IV).

### Обсуждение

Анализ элементного состава хвои как для сосны, так и для ели показал уменьшение содержания N и увеличение содержания K с ухудшением категории состояния дерева. Этот результат согласуется с данными других исследователей [Теребова и др., 2003], которые в условиях загрязнения выявили нелинейное уменьшение содержания всех фракций азотных соединений, а также органических фосфорных соединений (нуклеотидов и фосфорилированных сахаров) в хвое деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. с ухудшением жизнеспособности дерева. Высокое содержание K в хвое

усыхающих деревьев, по сравнению со здоровыми, может иметь адаптивное значение, поскольку катионы калия способны нейтрализовать ангидриды кислот, что повышает устойчивость растения к токсическим газам [Илькун, 1978 и др.]. Полученный результат может свидетельствовать об изменении ионного баланса клеток и нарушении нормального цикла биохимических процессов [Marschner, 1996; Судачкова и др., 1997; Clemens, 2001 и др.], что, в свою очередь, на уровне целого дерева проявляется в ингибировании формирования биомассы, торможении роста и нарушении функционирования корневой системы у ослабленных деревьев по сравнению со здоровыми [Ярмишко, 1997; Лукина, Никонов, 1998 и др.]. Кроме того, отмечают разный химический состав клеточных стенок хвои деревьев разной жизненности [Галибина, Теребова, 2008], в частности, меньшее количество ионообменных групп в структуре клеточной стенки хвои ослабленных деревьев по сравнению со здоровыми, что в условиях загрязнения может приводить к уменьшению связывания тяжелых металлов компонентами клетки и вследствие этого к изменению обмена веществ и структурных параметров дерева.

Проведенное нами сравнение соотношения  $N : P : K$  у деревьев сосны и ели разной жизненности также обнаружило уменьшение доли  $N$  и увеличение доли  $K$  при ухудшении категории состояния дерева. Однако следует отметить, что соотношение макроэлементов как у сосны, так и у ели варьирует в зависимости от жизненного состояния дерева в меньшей степени (7–10 %), чем их содержание (7–33 %). Это подтверждает гипотезу о соотношении  $N : P : K$  в хвое сосны и ели как гомеостатическом показателе [Придача, 2002; Сазонова, 2006 и др.], свидетельствующем о поддержании определенных соотношений основных метаболических процессов, обеспечивающих жизнедеятельность растений и в условиях техногенного стресса. Отмеченные нами изменения соотношения  $N : P : K$  в хвое деревьев сосны и ели разной жизненности могут свидетельствовать о перестройке донорно-акцепторных отношений в системе целого растения в условиях загрязнения. Это косвенно подтверждается данными других авторов [Житкова, Новицкая, 2001], которые показали, что проникновение серосодержащих ксенобиотиков в ткани хвои в больших количествах вызывает изменение естественного pH клеток, что, в свою очередь, индуцирует сокращение плазмодесменных трубок и торможение транспорта метаболитов по симпласту, вследствие чего происходит нарушение оттока ассимиля-

тов и снижение активности ассимиляционной и экспортной функций хвои. Также в условиях загрязнения для хвойных было показано прогрессирующее ингибирование процессов фотосинтеза и темнового дыхания с ухудшением состояния дерева [Кайбияйнен и др., 1995а, б].

Диапазоны варьирования  $\Psi$  в течение вегетационных периодов в зависимости от погодных условий не выходили за пределы колебаний, регистрируемых нами в фоновых условиях [Sazonova et al., 2002; Сазонова и др., 2005]. Это свидетельствует о сохранении в определенной мере устьичной регуляции и в условиях воздействия на растения промышленных поллютантов. Наряду с этим нами показано, что колебания  $\Psi$  в пределах этого диапазона связаны с жизненным состоянием дерева. С его ухудшением увеличивается водный дефицит в охвоенных побегах. Это объясняется, прежде всего, тем, что в условиях промышленного загрязнения древесные растения оказываются под прямым или косвенным воздействием поллютантов [Amundson et al., 1986; Manninen, Huttunen, 1991; Кайбияйнен и др., 1995б; Wulff, Karenlampi, 1996; Sutinen et al., 1998; Жиров и др., 2007]. Это приводит к нарушениям во всех звеньях его водопроводящей системы, что обуславливает уменьшение ее проводимости и, как следствие, возрастание водного дефицита. Воздействие поллютантов на растение нарушает также сбалансированность его системы водного транспорта [Кайбияйнен и др., 1995а], поэтому различия более ярко выражены в моменты быстрых изменений в водном режиме дерева, что и наблюдалось в нашем исследовании (табл. 2).

Проведенные нами регрессионный и кластерный анализы данных по содержанию и соотношению  $NPK$  в хвое, водному потенциалу охвоенных побегов деревьев сосны и ели показали, что степень связи этих показателей с жизненным состоянием растений, определенным по визуальными признакам, была различной при сравнении исследуемых видов. Больше влияние категории жизненного состояния на исследуемые показатели характерно для деревьев ели, по сравнению с сосной, о чем свидетельствуют более высокие коэффициенты детерминации ( $R^2$ ) у ели. Это, вероятно, обусловлено большей чувствительностью ассимиляционного аппарата ели к загрязнению, что согласуется с данными ряда авторов [Кирпичникова и др., 1995; Wulff, Karenlampi, 1996; Таланова-Шэр, 2004], которые отмечают в условиях загрязнения для ели, по сравнению с сосной, более значимые изменения ультраструктуры хвои, большую чувствительность пигментного состава фотосинтетического аппарата и более высокую скорость аккумуляции поллютанта.



На основании кластеризации данных по содержанию и соотношению *NPK* можно также предположить, что большая часть деревьев сосны находится в исходном состоянии с ненарушенным метаболизмом (42 %) и переходном состоянии с метаболическими нарушениями и структурными перестройками (42 %), тогда как меньшая часть деревьев ели, по сравнению с сосной, находится в исходном состоянии с ненарушенным метаболизмом (25 %) и значительно большая часть (58 %) находится в переходном состоянии. Меньшая часть деревьев, как сосны (16 %), так и ели (17 %), находится в устойчивом состоянии с преобладанием катаболических процессов, ведущих к гибели организма. Этот результат, вероятно, обусловлен различиями экологических стратегий исследуемых видов. Известно, что и у ели, и у сосны преобладающим интегральным свойством вида является конкурентоспособность, однако для ели отмечают выраженные черты толерантности, а для сосны – реактивности [Восточноевропейские..., 2004], что проявляется в ответной реакции видов при различных воздействиях.

Если кластеризация данных по содержанию и соотношению *NPK* в хвое деревьев сосны и ели показала почти сходное соответствие между категориями состояния, определяемыми визуально и по физиологическим показателям, то кластеризация данных по водному потенциалу обнаружила, что характерной особенностью деревьев сосны является их слабое соответствие между категориями состояния, определяемыми визуально и по физиологическому показателю, тогда как у ели оно, напротив, более сильно выражено. Причины этих различий, вероятно, связаны со значительной большей взаимозависимостью между структурными компонентами дерева и его водным режимом, чем с элементарным составом.

Для ели отмечают наименьшую продолжительность периода от необратимого ослабления деревьев до их полного усыхания, у сосны, напротив, период усыхания может быть довольно продолжительным [Барахтенова, 1995]. Наши данные по кластеризации с использованием показателя водного режима согласуются с этими результатами.

Интересным представляется тот факт, что деревья сосны и ели разной жизненности могут быть включены в один кластер и, наоборот, деревья одной категории состояния – в разные кластеры. Вероятно, это обусловлено тем, что ответная реакция растений на стресс может быть связана как со структурными перестройками для поддержания определенного уровня интенсивности метаболических процессов (дере-

вья разной жизненности в одном кластере), так и с метаболическими перестройками, целью которых является сохранение структурной целостности растительного организма (деревья одной категории состояния в разных кластерах) [Теребова и др., 2003]. Кроме того, очевидно, что дифференциация организмов по жизненному состоянию в сходных экологических условиях обусловлена генотипической разнородностью популяции [Мамаев, 1972; Ильин, 1985; Тараканов и др., 2007].

## Заключение

В условиях начальной стадии деградации экосистем дифференциация растений сосны и ели по жизненному состоянию сопровождается определенными изменениями их физиологических показателей. Во всех категориях состояния обнаруживались растения с разными значениями уровней напряженности переменных минерального и водного обменов, что позволяет предположить неравнозначность их функциональных состояний. Чем дальше это значение от критической точки, тем оно более функционально активно и более устойчиво к действию стрессовых факторов. Следовательно, потенциальное функциональное состояние растительного организма является важным при его реагировании на неблагоприятные воздействия.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 09-04-00299-а и 09-04-90739-моб\_ст).

## Литература

- Алексеев В. А. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. 200 с.
- Барахтенова Л. А. Воздушные поллютанты и обмен серы у сосны обыкновенной, пороговые концентрации, эффекты защиты // Сиб. экол. журн. 1995. № 6. С. 478–494.
- Васильева Н. П., Гитарский М. Л., Карабань Р. Т., Назаров И. М. Мониторинг повреждаемых загрязняющими веществами лесных экосистем России // Лесоведение. 2000. № 1. С. 23–31.
- Вахмистров Д. Б., Вильямс М. В., Шарма Г., Ягодин Б. А. Соотношение N : P : K в среде и избирательная способность растений (теоретический анализ) // Физиология и биохимия культ. растений. 1986. Т. 18. № 4. С. 326–333.
- Вахмистров Д. Б., Воронцов В. А. Избирательная способность растений не направлена на обеспечение их максимального роста // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 3. С. 404–412.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О. В. Смирновой. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.

Галибина Н. А., Терехова Е. Н. Особенности свойств клеточных стенок хвои здоровых и ослабленных растений сосны обыкновенной // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 3. С. 419–425.

Жиров В. К., Голубева Е. И., Говорова А. Ф., Хаитбаев А. Х. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере. М.: Наука, 2007. 166 с.

Житкова Е. А., Новицкая Л. Л. Особенности формирования и функционирования проводящей системы сосны обыкновенной после кратковременного воздействия кислотного дождя // Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2001. С. 114–130.

Иванов В. Б., Быстрова Е. И., Серегин И. В. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 3. С. 445–454.

Ильин В. Б. Элементный химический состав растений. Новосибирск: Наука, 1985. 129 с.

Илькун Г. М. Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наукова думка, 1978. 247 с.

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

Кайбияйнен Л. К., Хари П., Софронова Г. И., Болондинский В. К. Влияние длительности воздействия токсичных поллютантов на состояние устьиц и фотосинтез хвои *Pinus sylvestris* L. // Физиология растений. 1995б. Т. 42, № 5. С. 751–757.

Кирпичникова Т. В., Шавнин С. А., Кривошеева А. А. Состояние фотосинтетического аппарата сосны и ели в зонах промышленного загрязнения при различных микроклиматических условиях // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 1. С. 107.

Крючков В. В., Макарова Т. Д. Аэротехногенное воздействие на экосистемы Кольского Севера. Апатиты: КНЦ АН СССР, 1989. 96 с.

Лукина Н. В., Никонов В. В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: КНЦ РАН, 1998. 316 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae*). М.: Наука, 1972. 284 с.

Методическое руководство по ускоренному анализу золы растений и определению азота. Петрозаводск, 1990. 45 с.

Михайлова Т. А., Бережная Н. С., Игнатьева О. В. Элементный состав хвои и морфофизиологические параметры сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения. Иркутск, 2006. 134 с.

Придача В. Б. Соотношение N : P : K как гомеостатический показатель функционального состояния хвойных растений в разных экологических условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2002. 24 с.

Сазонова Т. А. Применение камеры давления в экологических исследованиях // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л., 1979. С. 86–97.

Сазонова Т. А. Эколого-физиологическое исследование реакции хвойных растений Северо-Запада России на воздействие природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 40 с.

Сазонова Т. А., Кайбияйнен Л. К., Колосова С. В. Диагностика водного режима *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // Ботан. журн. 2005. Т. 90, № 7. С. 1012–1022.

Сазонова Т. А., Колосова С. В., Исаева Л. Г. Водный режим *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* (*Pinaceae*) в условиях промышленного загрязнения // Ботан. журн. 2007. Т. 92, № 5. С. 740–750.

Судачкова Н. Е., Шеин И. В., Романова Л. И. и др. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений. Новосибирск: Наука, 1997. 176 с.

Сухарева Т. А., Лукина Н. В. Химический состав и морфологические характеристики хвои ели сибирской на Кольском полуострове в процессе деградиционной сукцессии лесов // Лесоведение. 2004. № 2. С. 36–43.

Таланова-Шэр Т. Ю. Фотосинтетический аппарат растений при воздействии различных неблагоприятных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 21 с.

Тараканов В. В., Милютин Л. И., Куценогий К. П. и др. Элементный состав хвои в разных клонах сосны обыкновенной // Лесоведение. 2007. № 1. С. 28–35.

Терехова Е. Н., Галибина Н. А., Сазонова Т. А., Таланова Т. Ю. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2003. № 1. С. 73–77.

Ярмишко В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на европейском Севере. СПб.: СПбГУ, 1997. 210 с.

Amundson R., Walker B., Legge A. Sulfur gas emission in the boreal forest. VII. Pine tree physiology // Water, Air and Soil Pollution. 1986. Vol. 29. P. 129–147.

Byrzynski M., Jakobi M. Influence of lead on auxine-induced cell elongation // Acta Soc. Bot. Pol. 1983. Vol. 52. P. 231–239.

Clemens S. Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis // Planta. 2001. Vol. 212. P. 475–486.

Manninen S., Huttunen S. Needle and lichen sulphur analyses on two industrial gradients // Water, Air and Soil Pollution. 1991. Vol. 59. P. 153–163.

Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic press, 1996. 363 p.

Oren R., Schulze E., Werk K., Meyer J. Performance of two *Picea abies* Karst. stand at different stages of decline // Oecologia. 1988. Vol. 77. P. 163–173.

Sazonova T. A., Kolosowa S. W., Robonen E. W. Rate of sap flow in Norway spruce // Monitoring of Energy-Mass Exchange between Atmosphere and Forests Ecosystems. Gottingen, 2002. P. 83–87.

Scholander P. F., Hammel H. T., Hemmingsen E. A., Bradstreet E. D. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1964. Vol. 52. P. 119–125.

Stern A., Boubel R., Turner D., Fox D. Fundamentals of air pollution. Orlando: Academic Press Inc., 1984. 513 p.

Sutinen S., Lumme I., Maenpaa M., Arkhipov V. Light microscopic structure of needles of Scots pine

(*Pinus sylvestris* L.) in relation to air pollution and needle element concentrations in S.E. Finland and the Karelian Isthmus, N.W. Russia // *Trees*. 1998. Vol. 12. P. 281–288.  
*Wulff A., Karenlampi L.* Effects of long-term open-

air exposure to fluoride, nitrogen compounds and SO<sub>2</sub> on visible symptoms, pollutant accumulation and ultrastructure of Scots pine and Norway spruce seedlings // *Trees*. 1996. Vol. 10. P. 157–171.

#### **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

##### **Сазонова Татьяна Аркадьевна**

ведущий научный сотрудник, д. б. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: sazonova@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 768160

##### **Sazonova, Tatyana**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: sazonova@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 768160

##### **Придача Владислава Борисовна**

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: pridacha@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 768160

##### **Pridacha, Vladislava**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: pridacha@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 768160