

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*161.504.73.064:581.1

**ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОХИМИЧЕСКИХ
ПРИЗНАКОВ И СОСТОЯНИЕ ФОРМ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ
В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

© 2011 г. С. Н. Тарханов

*Институт экологических проблем Севера УрО РАН
163000 Архангельск, Набережная Северной Двины, 23
E-mail: tarkse@yandex.ru*

Поступила в редакцию 21.03. 2008 г.

Изучена индивидуальная изменчивость биохимических признаков и дана оценка состояния морфологических форм сосны, различающихся окраской мужских генеративных органов, в сосняках кустарничково-сфагновых северной тайги, произрастающих в условиях аэротехногенного загрязнения. Рассмотрены физиолого-биохимические реакции разных форм на аэротехногенное воздействие.

Индивидуальная изменчивость, аэротехногенное загрязнение, сосна, краснопыльничковая форма, желтопыльничковая форма, фотосинтетические пигменты, рН, пероксидаза, содержание воды, реальный водный дефицит.

Для решения задач экологического мониторинга особую роль играют биохимические методы ранней диагностики состояния растений в зонах, подверженных техногенному воздействию. Первые признаки ослабления могут быть обнаружены при изучении динамики морфологических признаков, но любым морфологическим изменениям предшествует перестройка метаболизма [19]. В литературе показано влияние аэротехногенного загрязнения, в частности, диоксида серы, на морфологию побегов и морфоструктуру кроны, содержание фотосинтетических пигментов, водный баланс, фотосинтез, рН клетки, деятельность многих ферментов у хвойных [8–11, 14, 18, 23, 24, 27, 30–34]. Известно [12, 25], что популяции сосны обыкновенной характеризуются высоким уровнем биохимического полиморфизма. Выделяются деревья с повышенным и пониженным содержанием хлорофилла. Вместе с тем сведения по индивидуальной изменчивости биохимических признаков и состоянию разных морфологических форм сосны в условиях техногенного загрязнения весьма фрагментарны [22], что свидетельствует о необходимости проведения дальнейших исследований в этом направлении.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Развитие целлюлозно-бумажной промышленности и теплоэнергетики в Архангельской агломерации на протяжении 40–60 лет обуславливает состав атмосферных эмиссий и загрязнения лесных насаждений, составляющих ежегодно 245 тыс. т, в том числе: диоксида серы – 21, пыли – 18, окиси углерода – 50, окислов азота – 8%, а также специфических примесей (сероводорода, метилмеркаптана, диметилсульфида, диметилдисульфида, фурфурола, скипидара, метанола, фенолов, аммиака и других – 3%) [21, 29].

Исследования проводили в низкопродуктивных (V–Va классов бонитета), низкополнотных (0.4–0.5) и чистых по составу древостоях сосняков кустарничково-сфагновых, произрастающих на верховых болотных почвах устья и дельты Северной Двины (северная тайга), на постоянных пробных площадях (пр.п.) на расстоянии от 5 до 18 км от “высоких” источников интенсивных эмиссий Архангельской агломерации.

Для определения биохимических показателей в вегетационный сезон 2003 г. методом случайной выборки с 20 модельных деревьев сосны отбирали образцы однолетней хвои. Возраст деревьев составляет 60–80 лет, высота – 4–8 м, диаметр ство-

ла на высоте 1,3 м – 8–13 см. Модельные деревья были отобраны и пронумерованы ранее с учетом принадлежности к морфологическим формам, выделенным по окраске микростробиллов. Цвет пыльников в процессе онтогенеза, независимо от влияния экологических факторов микро- и макросреды сохраняется и является наследственно обусловленным [20]. Таким образом, это дает возможность провести сравнительную оценку физиолого-биохимических свойств разных фенотипических форм сосны. В период вегетации 2004 г. среди этих форм на расстоянии 6 км от источника выбросов дополнительно были взяты образцы однолетней хвои с 10 деревьев разной категории состояния (“здоровых” и “ослабленных”), определяемых визуально, согласно [17]. Определяли следующие биохимические признаки: концентрацию хлорофилла *a* и *b*, содержание каротиноидов, активность пероксидазы, рН гомогената, содержание воды и реальный водный дефицит (РВД) хвои. Перечисленные признаки далеко не характеризуют все стороны метаболизма фенотипов сосны, но позволяют судить о его особенностях у каждой формы деревьев, их иммунитете и ассимиляционной активности на данных этапах онтогенеза [26].

Концентрацию фотосинтетических пигментов в хвое определяли общепринятыми методами [16, 28]. Относительную плотность раствора измеряли на фотометре КФК-3 при длинах волн: 665, 649, 440,5 нм. Уровень рН гомогената определяли на рН-метре лабораторном Delta – 320 (фирмы Mettler) после растирания навески с дистиллированной водой. Время гомогенизации и снятия отсчетов значений рН было одинаково для всех образцов. Активность окислительного фермента – пероксидазы определяли методом А.Н. Бояркина [4] по скорости реакции окисления бензидина до образования синего продукта и достижения оптической плотности раствора о. 250 нм. Общее содержание воды определяли термовесовым методом [2]. РВД вычисляли как разность между наибольшим содержанием воды в изолированной от побега хвое (в состоянии максимального насыщения) и реальным содержанием воды в хвое в момент определения. РВД выражали в процентах от содержания воды в растениях после насыщения [3].

Уровень изменчивости признаков оценивали по шкале С.А. Мамаева [12]. При сравнении одноименных признаков и свойств использовали критерии *t* – Стьюдента, *F* – Фишера. Дисперсионный анализ проводили с использованием программ Excel 2004, Stadia 7.1 (лицензия № 1622).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Краснопыльниковой сосне присущи: куполообразная крона рыхлого сложения, деформированность ствола и кроны, часто приобретающих уродливую форму, с сильно выдающимися толстыми, длинными и сильно искривленными сучьями, ажурность. Особенно это характерно для насаждений сфагновой группы типов леса, произрастающих на верховых торфяных почвах. Желтопыльниковая сосна чаще имеет конусообразную, узкоовальную или с неопределенными геометрическими пропорциями крону с предельной продолжительностью жизни хвои от 3 до 8 лет.

По отдельным сведениям [15] доля деревьев краснопыльниковой формы в насаждениях сосны составляет от 1 до 5%. Однако, по нашим данным, ее встречаемость часто сопоставима с желтопыльниковой формой, особенно в сосняках сфагновой группы, а для отдельных групп деревьев – близка и в редких случаях даже несколько превосходит желтопыльниковую. С улучшением условий произрастания доля участия в насаждениях краснопыльниковой формы снижается (до 10–20% от общего числа деревьев), а желтопыльниковой сосны – увеличивается (до 80–90%) [20].

Как было показано [22], хвойные характеризуются определенной индивидуальной изменчивостью метаболических признаков, которая может быть результатом генотипических различий или расхождений в условиях жизни отдельных деревьев. Известно, что промышленное загрязнение как сильнодействующий экологический фактор может изменять уровень индивидуальной изменчивости растений, и амплитуда варьирования признака в неблагоприятных условиях увеличивается [12]. Степень варибельности особей популяции зависит от экстремальности воздействия, и с увеличением силы действия фактора возрастает средняя повреждаемость растений и одновременно уменьшается уровень изменчивости [6].

Т.В. Веселова с соавт. [5] рассматривают увеличение варибельности системы как критерий перехода в новое функциональное состояние и считают, что варибельность биохимических характеристик, как показатель биологического объекта, изменяется раньше, чем средние значения этих величин. Увеличение варибельности биохимических признаков в условиях загрязнения свидетельствует о включении различных шунтовых механизмов метаболизма растений.

В работе [22] была выявлена повышенная индивидуальная варибельность особей сосны в усло-

Таблица 1. Индивидуальная изменчивость биохимических показателей однолетней хвои разных форм сосны на расстоянии 6 и 5 км от источника выбросов (конец мая – начало июня 2003 г.)

Краснопольниковая форма					Желтопольниковая форма				
min	max	\bar{x}	<i>C.V.</i> , %	s_x	min	max	\bar{x}	<i>C.V.</i> , %	s_x
Активность пероксидазы, усл. ед. ($n = 30$)									
<u>38.5</u>	<u>111.1</u>	<u>74.2</u>	<u>29.5</u>	<u>4.0</u>	<u>52.6</u>	<u>125.0</u>	<u>75.6</u>	<u>24.6</u>	<u>3.4</u>
37.0	250.0	102.1	49.1	9.2	23.8	90.9	54.8	31.2	3.1
Показатель pH гомогената хвои ($n = 10$)									
<u>4.60</u>	<u>5.05</u>	<u>4.83</u>	<u>3.2</u>	<u>0.05</u>	<u>4.46</u>	<u>5.09</u>	<u>4.75</u>	<u>4.0</u>	<u>0.06</u>
4.46	5.06	4.78	3.7	0.06	4.45	5.00	4.78	4.1	0.06
Фотосинтетические пигменты, мг г ⁻¹ сырой массы ($n = 10$)									
Хлорофилл <i>a</i>									
<u>0.170</u>	<u>0.289</u>	<u>0.235</u>	<u>19.3</u>	<u>0.014</u>	<u>0.217</u>	<u>0.305</u>	<u>0.261</u>	<u>12.3</u>	<u>0.010</u>
0.294	0.371	0.323	7.1	0.007	0.241	0.369	0.301	11.8	0.011
Хлорофилл <i>b</i>									
<u>0.107</u>	<u>0.292</u>	<u>0.213</u>	<u>27.5</u>	<u>0.018</u>	<u>0.146</u>	<u>0.242</u>	<u>0.195</u>	<u>17.3</u>	<u>0.011</u>
0.195	0.312	0.257	12.6	0.010	0.186	0.349	0.271	19.1	0.016
Сумма хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>									
<u>0.281</u>	<u>0.581</u>	<u>0.448</u>	<u>21.8</u>	<u>0.031</u>	<u>0.392</u>	<u>0.537</u>	<u>0.456</u>	<u>11.7</u>	<u>0.017</u>
0.506	0.641	0.580	7.5	0.014	0.442	0.679	0.572	14.1	0.026
Каротиноиды									
<u>0.043</u>	<u>0.071</u>	<u>0.059</u>	<u>17.1</u>	<u>0.003</u>	<u>0.033</u>	<u>0.074</u>	<u>0.056</u>	<u>21.4</u>	<u>0.004</u>
0.056	0.089	0.071	14.2	0.003	0.055	0.076	0.065	10.2	0.002
Сумма пигментов									
<u>0.327</u>	<u>0.639</u>	<u>0.507</u>	<u>20.8</u>	<u>0.033</u>	<u>0.450</u>	<u>0.595</u>	<u>0.512</u>	<u>10.8</u>	<u>0.017</u>
0.580	0.730	0.651	7.1	0.015	0.506	0.748	0.637	12.6	0.025

Примечание. В числителе – пр.пл. Т34, в знаменателе – пр. пл. Т45. В табл. 1 – 4: n – число наблюдений, min, max – минимальное и максимальное значения, \bar{x} – среднее арифметическое значение, *C.V.* – коэффициент вариации, s_x – ошибка среднего арифметического значения.

Таблица 2. Индивидуальная изменчивость активности пероксидазы (усл. ед.) и показателя pH гомогената однолетней хвои сосны разных форм и категорий состояния (6 км от источника выбросов, III декада июня 2004 г., $n = 10$)

Активность пероксидазы					pH				
min	max	\bar{x}	<i>C.V.</i> , %	s_x	min	max	\bar{x}	<i>C.V.</i> , %	s_x
Краснопольниковая (здоровые и ослабленные)									
37.5	152.8	67.7	51.5	11.0	4.98	5.70	5.14	4.2	0.07
Желтопольниковая (здоровые и ослабленные)									
40.6	166.7	69.2	52.6	11.5	4.85	5.29	5.02	2.6	0.04
Здоровые (красно- и желтопольниковая)									
39.5	94.4	54.7	29.2	5.1	4.85	5.23	5.03	2.1	0.03
Ослабленные (красно- и желтопольниковая)									
37.5	166.7	82.2	52.6	13.7	4.89	5.70	5.13	4.6	0.07

виях промышленного загрязнения (20–30%) по содержанию в одно-трехлетней хвое хлорофилла *a* и *b*. В нашем опыте в сосняках кустарничково-сфагновых индивидуальные различия деревьев сосны по содержанию зеленых пигментов чаще характеризуются средним и низким уровнем ($C.V. < 20\%$), реже – повышенным (табл. 1).

Изменения показателя рН, отражающего особенности процессов в цитоплазме [26], от которого зависят функции многих ферментов, могут привести к нарушениям обмена веществ и нормального функционирования клетки и всего растения в целом [7]. Нами установлено, что показатель рН гомогената однолетней хвои сосны при аэротехногенном загрязнении характеризуется очень низким уровнем индивидуальной изменчивости ($C.V. = 2.1 - 4.6\%$) (табл. 1, 2).

Пероксидаза – ключевой фермент окислительно-восстановительных процессов, быстро реагирующий повышением своей активности на любые воздействия, оказываемые на растительный организм, не приводящие к морфологическим повреждениям, а также на различные нарушения метаболизма [1]. Пероксидазе, помимо окислительной функции в процессах биологического окисления, принадлежит активная роль в общем метаболизме растительной клетки. Она рассматривается как приспособительный фермент при кислородном голодании у растений [34]. Индивидуальная изменчивость активности пероксидазы в однолетней хвое сосны в сосняках кустарничково-сфагновых при аэротехногенном загрязнении имеет преимущественно высокий и очень высокий уровень ($C.V. \geq 30\%$) (табл. 1, 2).

На расстоянии 6 км от Архангельской ТЭЦ и при большом количестве осадков в летний период 2003 г. не наблюдается существенных при критических значениях *t* различий между красно- и желтопыльничковой формами сосны кустарничково-сфагнового типа леса в накоплении фотосинтетических пигментов (табл. 1). Не отличаются эти формы и по кислотности гомогената однолетней хвои ($pH = 4.75 - 4.83$) при большом количестве осадков в фазе начала линейного роста побегов. Это указывает на сходство и общий характер биохимических процессов этих дискретных (по окраске генеративных органов) форм. В работе [26] высказано предположение, что между рН гомогената хвои и фотосинтезом на определенных этапах существует корреляционная связь. Это может свидетельствовать в пользу того, что данные формы мало отличаются и в интенсивности фотосинтеза во влажных условиях. На удалении 6 км от источника эмиссий сосна с красным и желтым

цветом микростробилов не отличались и по активности пероксидазы (табл. 1), что указывает на их одинаковое биохимическое состояние. В зоне активного атмосферного загрязнения (5 км от Архангельской ТЭЦ) при значительном количестве выпавших осадков пероксидаза в тканях однолетней хвои краснопыльничковой сосны варьирует больше и активнее почти в 2 раза ($p < 0.001$), чем у желтопыльничковых деревьев, что указывает на большую степень аэротехногенного воздействия на эту форму и более напряженный обмен веществ у нее. Такую реакцию краснопыльничковой сосны на усиление аэротехногенного воздействия можно расценить как приспособительную, позволяющую обеспечить ее жизнедеятельность в экстремальных условиях.

Как и в дождливом 2003 г., в засушливый летний сезон 2004 г. на расстоянии 6 км от Архангельской ТЭЦ не наблюдается достоверных различий в накоплении фотосинтетических пигментов, активности пероксидазы и рН однолетней хвои между сосной с красным и желтым цветом микростробилов (табл. 3).

Способность древесных растений поддерживать необходимый уровень жизнедеятельности в значительной степени зависит от параметров водного обмена. Экспериментально показана взаимосвязь водного режима с важнейшими физиологическими процессами – ростом, фотосинтезом, дыханием и другими [2].

Содержание воды в однолетней хвое сосны (красно- и желтопыльничковой форм) в сосняках кустарничково-сфагновых (конец мая – начало июня 2003 г.) на расстоянии 6 и 18 км от источников эмиссии не различается (47.5%) (табл. 4). Ранее [21] было установлено, что загрязнение воздуха не оказывает заметного влияния на содержание воды в хвое текущего года и однолетней хвое сосны, что подтверждается и в настоящей работе. Однако по уровню индивидуальной изменчивости этого признака сосна в зоне аэротехногенного загрязнения и на более “чистом” фоне отличаются. Индивидуальные различия деревьев по содержанию воды в хвое вдали от источников выбросов характеризуются средним уровнем вариации ($C.V. = 14\%$), а вблизи – очень низким уровнем ($C.V. = 4\%$).

Величина РВД у однолетней хвои сосны (с красным и желтым цветом микростробилов) в загрязненных и фоновых условиях также существенно не различается (13–14%) (табл. 4). Это имеет место в отношении среднего значения, лимитов и коэффициента вариации рассматриваемого признака. Уровень индивидуальной вариабельно-

Таблица 3. Индивидуальная изменчивость концентрации фотосинтетических пигментов однолетней хвой сосны разных форм и категорий состояния в условиях аэротехногенного загрязнения северной подзоны тайги (6 км от источника выбросов, III декада июня 2004 г., $n = 10$)

Пигменты, мг г ⁻¹ сырой массы	Параметры				
	min	max	\bar{x}	<i>C.V.</i> , %	s_x
Краснопыльниковая (здоровые и ослабленные)					
X_a	0.521	0.745	0.628	13.4	0.027
X_b	0.149	0.295	0.241	23.1	0.018
X_{a+b}	0.694	1.037	0.869	14.7	0.040
X_k	0.196	0.311	0.246	16.2	0.013
X_{a+b+k}	0.903	1.348	1.115	14.5	0.051
Желтопыльниковая (здоровые и ослабленные)					
X_a	0.512	0.847	0.623	16.4	0.032
X_b	0.172	0.302	0.243	14.6	0.011
X_{a+b}	0.724	1.148	0.866	14.8	0.041
X_k	0.184	0.300	0.235	15.8	0.012
X_{a+b+k}	0.917	1.448	1.101	14.6	0.051
Здоровые (красно- и желтопыльниковая)					
X_a	0.521	0.731	0.605	11.7	0.022
X_b	0.149	0.257	0.210	17.6	0.012
X_{a+b}	0.694	0.988	0.815	11.8	0.030
X_k	0.196	0.293	0.237	13.8	0.010
X_{a+b+k}	0.903	1.261	1.052	11.6	0.039
Ослабленные (красно- и желтопыльниковая)					
X_a	0.512	0.847	0.647	16.7	0.034
X_b	0.216	0.302	0.274	9.9	0.009
X_{a+b}	0.728	1.148	0.920	14.3	0.042
X_k	0.184	0.311	0.244	18.0	0.014
X_{a+b+k}	0.917	1.448	1.165	14.9	0.055

Примечание. X_a – хлорофилл *a*, X_b – хлорофилл *b*, X_{a+b} – сумма хлорофиллов, X_k – каротиноиды, X_{a+b+k} – сумма пигментов.

сти – довольно повышенный (*C.V.* = 19 – 22%). Таким образом, под воздействием атмосферного загрязнения достоверного изменения РВД хвой у форм сосны не происходит, что подтверждено предыдущими исследованиями [21].

Таким образом, в годы с различными погодными условиями в период роста реакции красно- и желтопыльниковой форм сосны на атмосферное загрязнение имеют сходный характер, однако, судя по увеличению активности пероксидазы, более чувствительна к аэротехногенному загрязнению сосна с красной окраской микростробилов в условиях вегетационного периода с избыточным количеством осадков.

В результате воздействия атмосферного загрязнения на лесные фитоценозы происходит диффе-

ренциация деревьев по жизненному состоянию. Характер дефолиации крон у разных форм сосны при атмосферном загрязнении устьевой области Северной Двины в основном соответствует естественным условиям, в которых доминирует низовой тип изреживания кроны. В условиях активного аэротехногенного загрязнения (на расстоянии 5 км и менее до “высоких” источников выбросов) более значительная поврежденность и дефолиация кроны в насаждениях сфагновой группы обнаружена у сосны с красной окраской микростробилов по сравнению с желтопыльниковой формой. В нижней части кроны происходит сильная дефолиация (от 50 до 95%), однако у отдельных сильно ослабленных деревьев краснопольниковой формы степень дефолиации в верхней и средней части кроны может достигать

Таблица 4. Индивидуальная изменчивость содержания воды и РВД однолетней хвои сосны (красно- и желтопыльниковой форм) (конец мая – начало июня 2003 г., $n = 10$), %

Расстояние до источника выбросов, км	min	max	\bar{x}	$C.V., \%$	s_x
Содержание воды					
18	43.0	64.7	47.5	14.1	2.1
6	44.2	50.6	47.5	4.2	0.6
РВД					
18	7.1	12.9	10.1	18.7	0.6
6	6.7	14.1	9.5	21.7	0.6

100%. Степень повреждения хвои у краснопыльниковой формы сосны в нижней части кроны оценивается нами в 1–2 балла (т.е. неповрежденная или слабо поврежденная хвоя – по шкале В.Т. Ярмишко [30]), а в средней и верхней – от 1 до 5 баллов (от здоровой до сильно поврежденной, отмирающей или сухой хвои). Потеря хвои в нижней части кроны составляет от 1 до 3 баллов (от умеренной до сильной – по стандартной шкале для стран Европы UN – ECE [31]), а в средней и верхней части – от 0 до 4 баллов (т.е. значительно дифференцирована у деревьев – от “нулевой” до полной потери на отдельных побегах). В сосняках кустарничково-сфагновых наибольшее число деревьев (30–85%) имеет II–III категории повреждения (“ослабленные”). Реже встречается (10–70%) здоровая краснопыльниковая сосна с нормально развитой кроной, без признаков патологии. То же самое можно отметить и в отношении сосны с желтым цветом микростробиллов [29]. По величине индекса повреждения (1.9–2.4), рассчитанного как средневзвешенное значение из категорий состояния (баллов повреждения) деревьев, красно- и желтопыльниковая формы северной тайги довольно близки (слабое повреждение, по скорректированной для условий северной тайги шкале, согласно [13]).

Есть мнение, что при слабом, неповреждающем влиянии токсических веществ наблюдается новообразование хлорофиллов, при сильном – торможение и разрушение пигментов [23]. Результатом новообразования пигментов является развитие приспособительно-защитных реакций растительных организмов [21]. Согласно нашим данным, в довольно засушливый вегетационный период 2004 г., с гораздо меньшим количеством выпавших осадков по сравнению с предыдущим 2003 г., на расстоянии 6 км от Архангельской ТЭЦ выборки “здоровых” и “ослабленных” деревьев сосны кустарничково-сфагнового типа леса су-

щественно не различались между собой по критериям F и t на 5%-ном уровне значимости ($F_{0,05} = 3.2$, $t_{0,05} = 2.3$) в концентрации хлорофилла a и каротиноидов. Различия в активности пероксидазы и рН хвои между выборками “ослабленных” и “здоровых” деревьев рассматриваемых форм достоверны лишь по критерию Фишера ($p < 0,05$). Можно отметить существенное различие между ними по критерию Стьюдента ($p < 0,01$) концентрации хлорофилла b (табл. 3). Это указывает на различия деревьев разной категории состояния в емкости светособирающего комплекса (ССК). У “ослабленных” деревьев содержание хлорофилла b выше, а следовательно его участие в ССК больше.

Заключение. В сосняках кустарничково-сфагновых северной тайги, произрастающих в условиях аэротехногенного загрязнения индивидуальная изменчивость содержания фотосинтетических пигментов в однолетней хвое сосны характеризуется преимущественно низким и средним ($C.V. < 20\%$), рН клеточного сока – очень низким ($C.V. = 2.1 - 4.6\%$), а активность пероксидазы – чаще высоким и очень высоким ($C.V. \geq 30\%$) уровнями.

Установлено сходство и общий характер биохимических процессов у морфологических форм сосны, различающихся окраской мужских генеративных органов. Вместе с тем в периоды вегетации с избыточным количеством осадков, судя по увеличению активности пероксидазы, сильнее реагирует на аэротехногенное воздействие краснопыльниковая сосна. Такую реакцию краснопыльниковой формы можно расценить как приспособительно-защитную, позволяющую обеспечить ее жизнедеятельность в экстремальных условиях.

Хотя индексы повреждения у красно- и желтопыльниковой форм довольно близки по своим значениям (1.9–2.4), более значительная повреж-

денность хвои и дефолиация кроны обнаружена у деревьев сосны с красной окраской микростробилов. Наблюдается существенное различие между “здоровыми” и “ослабленными” деревьями по содержанию в однолетней хвое хлорофилла *b*, указывающее на его большее участие в ССК у ослабленных деревьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Андреева В.А.* Фермент пероксидаза. Участие в защитном механизме растений. М.: Наука, 1988. 127 с.
2. Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. Бобковой К.С., Галенко Э.П. СПб.: Наука, 2001. 278 с.
3. *Бобровская Н.И.* О водном балансе древесных и кустарниковых видов песчаной пустыни Каракумы // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С. 361–368.
4. *Бояркин А.Н.* Быстрый метод определения активности пероксидазы // Биохимия. 1951. Вып. 1. № 4. С. 352–357.
5. *Веселова Т.В., Веселовский В.А., Чернавский Д.С.* Стресс у растений. М.: Изд-во МГУ, 1993. 144 с.
6. *Дорофеева Л.М.* Индивидуальная изменчивость сосны обыкновенной по термостойкости // Исследование форм внутривидовой изменчивости растений. Свердловск: ИЭРиЖ, 1981. С. 84–90.
7. *Илькун Г.М.* Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наук. думка, 1978. 246 с.
8. *Кайбияйнен А.К., Болондинский В.К., Сазонова Т.Л., Софронова Г.И.* Водный режим и фотосинтез сосны в условиях промышленного загрязнения среды // Физиол. растений. 1995. Т. 42. № 3. С. 451–456.
9. *Кирпичникова Т.В., Шавнин С.А., Кривошеева А.А.* Состояние фотосинтетического аппарата хвои сосны и ели в зонах промышленного загрязнения при различных микроклиматических условиях // Физиол. растений. 1995. Т. 42. № 1. С. 107–113.
10. *Коновалов В.Н., Тарханов С.Н., Костина Е.Г.* Состояние ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях аэрального загрязнения // Лесоведение. 2001. № 6. С. 43–46.
11. *Мальхотра С.С., Хан А.А.* Биохимическое и физиологическое действие приоритетных загрязняющих веществ // Загрязнение воздуха и жизнь растений. Л.: Гидрометеиздат, 1988. С. 144–161.
12. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.
13. Методические рекомендации по оценке существующего и прогнозируемого состояния лесных насаждений в зоне влияния промышленных предприятий Мурманской области. Архангельск: АИЛиЛХ, 1990. 18 с.
14. *Николаевский В.С.* Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 278 с.
15. *Правдин Л.Ф.* Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 172 с.
16. Практикум по физиологии растений / Под ред. Третьякова Н.Н. и др. М.: Агропромиздат, 1990. 271 с.
17. Санитарные правила в лесах СССР. М.: Экология, 1970. 16 с.
18. *Сарсенбаев К.Н., Полимбетова Ф.А.* Роль ферментов в газоустойчивости растений. Алма-Ата: Наука, 1986. 183 с.
19. *Судацкова Н.Е.* Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения // Лесоведение. 1998. № 2. С. 3–9.
20. *Тарханов С.Н., Коровин В.В., Щекалев Р.В.* Формовое разнообразие хвойных на Европейском Севере России // Вестник МГУЛ. Лесной вестник. 2006. № 5. С. 89–95.
21. *Тарханов С.Н., Прожерина Н.А., Коновалов В.Н.* Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения. Диагностика состояния. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2004. 333 с.
22. *Теребова Е.М., 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.
23. *Тужилкина В.В.* Пигментный комплекс хвои сосны в зоне действия лесопромышленного комплекса // Лесн. журн. ИВУЗ. 1997. № 5. С. 108–112.
24. *Ферафонтов М.Г.* Биоиндикаторные свойства хлорофилла в условиях воздействия загрязнений неопределенного состава // Экология. 1991. № 5. С. 76–79.
25. Физиологические основы селекции растений / Под ред. Удовенко Г.В. СПб.: ВИР, 1995. Т. 2. 292 с.
26. *Фрейберг И.А., Ермакова М.В., Стеценко С.К.* Влияние пестицидов на морфологию и физиолого-биохимические показатели семян сосны обыкновенной // Лесоведение. 2004. № 2. С. 55–60.
27. *Фуксман И.Л., Ивонис И.Ю., Габукова В.В., Новицкая Л.Л., Шуляковская Т.А.* Основные физиолого-биохимические показатели ранней диагностики состояния соснового древостоя в условиях техногенного загрязнения // Проблемы антропогенной трансформации лесных биогеоценозов Карелии. Петрозаводск: Ин-т леса Карельского НЦ, 1996. С. 40–52.
28. *Шлык А.А.* Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биологические

- методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
29. *Щекалев Р.В., Тарханов С.Н.* Радиальный прирост и качество древесины сосны обыкновенной в условиях атмосферного загрязнения. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2006. 127 с.
30. *Ярмишко В.Т.* Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: Изд-во НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.
31. *Gordon W.R., Henderson J.H.* Isoperoxidases of (IAA oxidase) in oat coleoptiles // *Canada. J. Bot.* 1973. V. 51. № 11. P. 2047–2052.
32. *Hanisch B., Kilz E.* Waldschaden erkennen Fichte und Kiefer. Stuttgart: Ulmer. 1990. 334 p.
33. *Ionescu A., Grou E.* Aspects of the physiology and biochemistry of some plants existing under the influence of atmosphere pollution // *Rev. Roum. Biol. Ser. Bot.* 1971. V. 16. № 4. P. 263–271.
34. *Roitto M., Ahonen-Lonnarth U., Lamppi J., Huttunen S.* Apoplastic and total peroxidase activities in Scots pine needles at subarctic polluted sites // *European J. Forest Pathology.* 1999. V. 29. № 6. P. 399–410.

Individual Variability of Biochemical Characteristics and the state of Scots Pine Forms under Air Pollution

S. N. Tarkhanov

Some biochemical characteristics of needles in 20 pine trees growing in the northern taiga subzone were studied at different distances from the source of aerotechnogenic pollution. Two genetic groups of trees with red- and yellowcolored anthers were investigated. Among the characteristics studied, pH of cell sap in needles is less variable; the highest is the variation of the peroxidase activity. With increasing the aerotechnogenic impact, the variation of the peroxidase activity becomes higher. The response of pine trees with red anthers to pollution is stronger.