

---

© С.П. ВАСФИЛОВ

*serge.vasfilov@mail.ru*

УДК 581.11

### **ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ СЕРЫ В ЛИСТЬЯХ БЕРЕЗЫ В ХОДЕ ВЕГЕТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОЗДУХА**

*АННОТАЦИЯ.* В статье представлено исследование динамики содержания серы, отражающей онтогенез листа во время вегетации. Этот показатель, рассчитанный на единицу площади световых и теневых листьев, сухой и свежей масс и массы воды, увеличивался в условиях загрязнения во время всей вегетации, а в контроле — только до середины вегетации, оставаясь на этом уровне до ее завершения. Наиболее значительное увеличение содержания серы в световых и теневых листьях имело место в середине вегетации (за июль), когда условия среды наиболее оптимальны для фотосинтеза. Наибольшее увеличение содержания серы в это время было на участке со средней степенью загрязнения. На участке с сильной степенью загрязнения этот показатель был близок к контролю. Это можно объяснить более негативным влиянием диоксида серы на фотосинтез на сильно загрязненном участке. Это влияние снижало скорость газообмена листьев со средой и уменьшало поглощение диоксида серы. Содержание серы на единицу массы хлорофилла во время вегетации (кроме ее конца) практически не изменялось, как в контроле, так и в условиях загрязнения. В конце вегетации (сентябрь) этот показатель увеличивался на всех участках. Степень увеличения показателя четко отражала степень загрязнения участка. Показатель содержание серы на единицу массы хлорофилла отражал степень негативного влияния диоксида серы, но не уровень накопления его в листьях. Величина накопления серы в листьях, при всех способах расчета ее содержания, за всю вегетацию соответствовала степени загрязнения участка берез.

*SUMMARY.* The article is devoted to the study of the sulphur content dynamics reflecting ontogenesis of a leaf during vegetation. This figure, calculated per unit of surface of light and shadow leaves, fresh and dry mass and water weight, increased under the conditions of pollution during the whole vegetation period, and within control — only until the middle of the vegetation, remaining at this level until it is completed. Most significant increase of sulphur content in light and shadow leaves took place in the middle of vegetation (July), when environmental conditions are the best possible. The most significant increase of sulphur content at this time was on the site with average degree of pollution. On the site with high degree of pollution, this indicator was close to control. This can be explained by a more negative impact of sulfur dioxide on photosynthesis on the highly polluted site. This impact reduced the gas exchange rate of leaves with the environment and reduced the absorption of sulfur dioxide. Sulphur content per chlorophyll mass unit during vegetation period (except for its end) remained practically unchanged, both within control and under the conditions of pollution. At the end of the vegetation (September), this figure increased at all sites. The degree

of the figure increase clearly reflected the degree of the site pollution. The indicator of sulfur content per chlorophyll mass unit reflected the degree of negative impact of sulfur dioxide, but not the level of its accumulation in the leaves. The quantity of sulfur accumulation in the leaves, with all methods of calculation of its content, during the whole vegetation corresponded to the degree of the birches site pollution.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА.** Загрязнение, береза, листья, сера, хлорофилл, вода, сухая масса.

**KEY WORDS.** Pollution, birch, leaves, sulfur, chlorophyll, water, mass dry.

Полагают, что содержание серы в листьях, даже в норме, сильно колеблется, поэтому этот показатель является плохим диагностическим признаком [1]. Другие авторы считают, что содержание серы в листьях можно использовать в качестве индикатора поглощения диоксида серы, но не критерия негативных последствий его действия [2]. Поглощение диоксида серы листьями зависит от скорости фотосинтеза, а она изменяется в онтогенезе листа [3]. Скорость фотосинтеза увеличивается от фазы разворачивания листа до завершения формирования, а затем снижается. Значит, можно предполагать, что и динамика накопления серы в листьях в условиях загрязнения воздуха будет носить такой же характер: увеличиваться к стадии взросления листьев и снижаться к концу их жизни. Поскольку световые и теневые листья, как известно, различаются по скорости фотосинтеза, то они вполне могут различаться и по степени накопления серы в условиях загрязнения. Целью данного исследования было изучение динамики содержания серы в онтогенезе световых и теневых листьев березы, произрастающей в условиях загрязнения воздуха диоксидом серы.

Количество различных загрязняющих веществ в растениях наиболее часто выражают на единицу сухой массы. Однако величина сухой массы листа, по тем или иным причинам, может сильно варьировать [4], а это влияет на величину показателя. Два листа могут содержать одинаковое количество серы, но сухая масса у одного листа больше (например, за счет крахмала), поэтому содержание серы на единицу сухой массы у такого листа будет меньше. Чтобы иметь более объективную картину динамики содержания серы в листьях, мы использовали несколько различных способов расчета этого показателя.

**Материал и методы.** Для исследования использовали деревья березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающие на расстоянии 1.5, 3 и 11 км от источника загрязнения. Годовые выбросы этого источника составляли около 70 тысяч тонн диоксида серы. На каждом участке было выбрано по 15 деревьев. Участок на расстоянии 11 км от источника загрязнения условно считали контрольным, а на расстоянии 1.5 и 3 км — опытными участками 1 и 2.

Листья для анализа собирали с нижней, юго-западной части кроны, которая выходила на открытое место. Сбор листьев проводили 4 раза за вегетацию с июня по сентябрь в начале каждого месяца. Световые листья собирали снаружи кроны, теневые — изнутри. Из листьев каждого типа делали высечки определенной площади. В высечках определяли суммарный хлорофилл ( $a+b$ ) по Арнону [5]. Содержание общей серы в высушенных листьях берез и сосны определяли по Ю. И. Маслову [6]. У высечек определяли свежую и сухую (после сушки при 105 °С) массы и общую воду. Содержание серы рассчитывали в  $мг м^{-2}$  площади листа,  $мг г^{-1}$  свежей и сухой массы,  $мг мг^{-1}$  хлорофилла и  $мг г^{-1}$  воды. Для каждого варианта расчета определяли среднюю арифмети-

ческую и ее ошибку. Достоверность различий оценивали по критерию Сьюдента при  $p < 0.05-0.001$ .

**Результаты.** Содержание серы на единицу площади листа увеличивалось от июня к августу на всех трех участках у обоих типов листьев (рис. 1 а, б). Это увеличение ассоциировалось с возрастанием сухой массы на единицу площади листа, что связано с его ростом. К началу сентября повышение показателя произошло только на опытных участках, где этот показатель был достоверно больше на 27-68% у световых и на 22-63% у теневых листьев. Наблюдалась тенденция большей величины показателя (на 3-18%) у световых листьев, по сравнению с теневыми, на всех участках. Эта тенденция связана с тем, что сухая масса единицы площади световых листьев, как правило, больше, чем теневых [4]. Это справедливо и для березы [7]. Сухая масса на единицу площади световых листьев на контрольном участке была достоверно на 15-20% больше, чем теневых. На опытных участках имела место тенденция таких различий (на 4-16%). Это связано с изреженностью крон деревьев на опытных участках, особенно на первом, что усиливало освещенность теневых листьев, приближая их физиологический статус к световым.

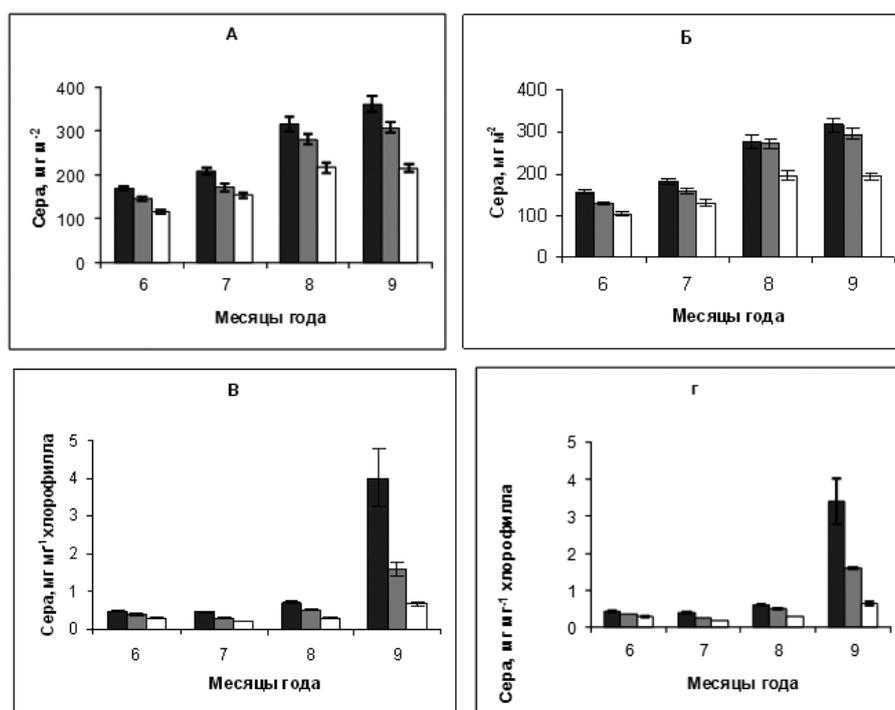


Рис. 1. Содержание серы, рассчитанное на единицу площади (А, Б) и на единицу массы хлорофилла (В, Г) в световых (А, В) и теневых (Б, Г) листьях березы

*Обозначения.* Опытный участок 1 (1.5 км от источника загрязнения) — черные столбики, опытный участок 2 (3 км от источника загрязнения) — серые столбики и контроль (11 км от источника загрязнения) — белые столбики.

Содержание серы на единицу массы хлорофилла за июнь мало изменилось на всех участках (рис. 1в, г). Это связано с увеличением содержания хлорофилла во время роста листа в июне. В контроле содержание серы на единицу массы хлорофилла во время онтогенеза листа изменялось, варьируя в обоих типах листьев от 0.2 до 0.3 мг мг<sup>-1</sup>, увеличиваясь в начале сентября до 0.66 из-за снижения содержания хлорофилла (начало осеннего пожелтения листьев) (рис. 1 в, г). На опытных участках увеличение содержания серы на единицу массы хлорофилла проявилось в начале августа, но особенно сильно — в начале сентября. Это связано с ускорением старения листьев у растений, произрастающих в условиях загрязнения воздуха кислыми газами [8]. Поглощение диоксида серы растениями приводит к снижению содержания хлорофилла в листьях [9]. В нашем случае в конце вегетации снижение содержания хлорофилла в листьях на опытных участках было максимальным, что привело к резкому увеличению содержания серы на единицу массы хлорофилла на данных участках (рис. 1в, г). Этот показатель был больше на участке 2 в 2.4, а на участке 1 — в 5-6 раз, чем в контроле. В целом, на опытных участках этот показатель был достоверно больше на 30-509% у световых листьев и на 21-417% у теневых. В контроле и на участке 2 световые и теневые листья по этому показателю, практически, не различались. На более загрязненном 1 участке имела место тенденция более высоких значений данного показателя (на 12-18%) в световых листьях по сравнению с теневыми. Следует отметить, что этот показатель отражает степень негативного влияния диоксида серы на листья березы, чем уровень накопления серы в листьях.

Характер сезонной динамики содержания серы, рассчитанной на единицу массы (свежей, сухой и воды), был идентичным у обоих типов листьев (рис. 2). На всех участках эти показатели увеличивались от июня к августу. Однако в дальнейшем, от августа к сентябрю, в контроле эти показатели сохранялись на уровне начала августа, тогда как на опытных участках содержание серы увеличивалось. На участке 1 это повышение более существенно, чем на участке 2 (рис. 2). Во время вегетации достоверное повышение содержания серы, рассчитанной на единицу массы (свежей, сухой и воды), для участка 1 составило для обоих типов листьев соответственно 31-34, 39-40 и 26-29%, а для участка 2 — 15-17, 19-20 и 10-16%. Более значительное увеличение содержания серы на единицу сухой массы обусловлено значительным снижением сухой массы единицы площади листа к началу сентября на опытных участках. На участке 1 повышение содержания серы в этот период более значительно, чем на участке 2. Это связано с более ранним старением листьев на опытных участках, которое, как известно, сопровождается оттоком из листьев продуктов деградации содержимого клеток в другие органы растения, то есть связано с частичной потерей сухой массы.

Содержание серы на единицу свежей массы на опытных участках в каждом месяце сезона достоверно больше, чем в контроле на 27-69% у световых и на 12-57% у теневых листьев (рис. 2 а, б). Значения этого показателя у световых и теневых листьев были близкими (в пределах ошибки).

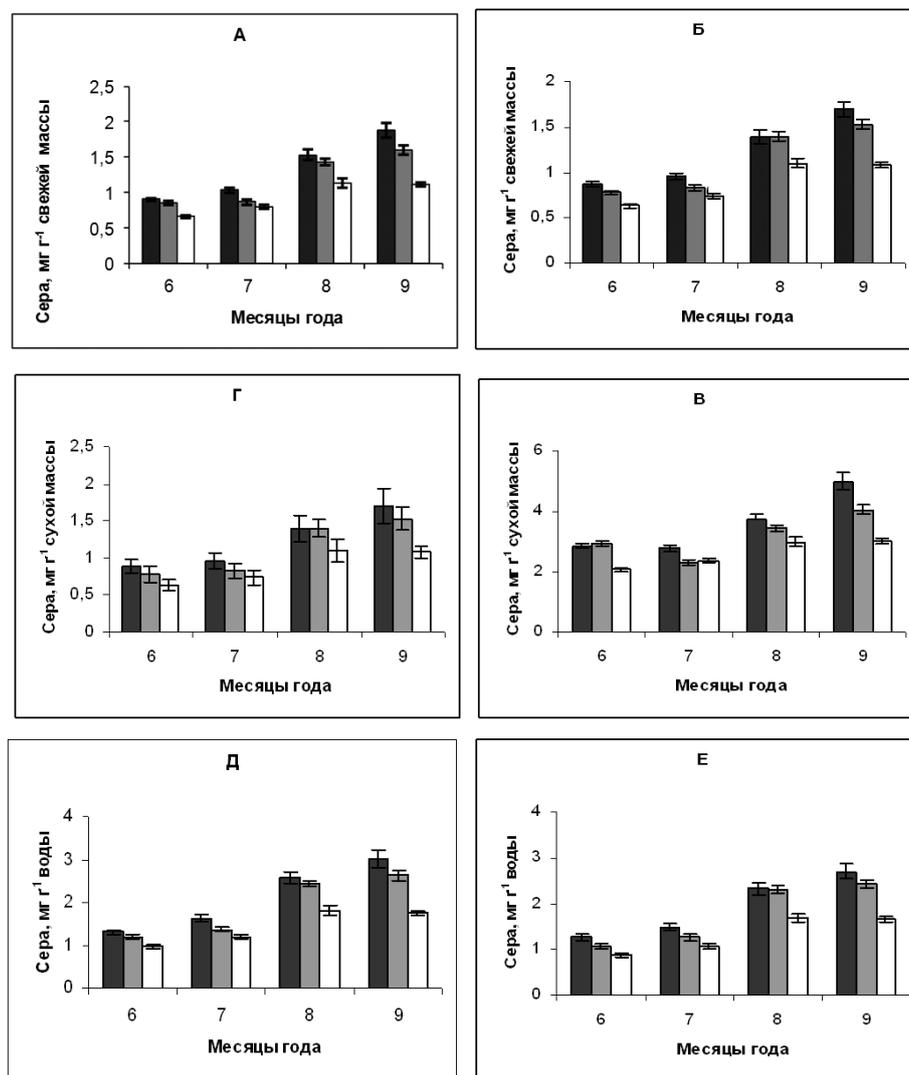


Рис. 2. Содержание серы, рассчитанное на свежую (А, Б) и сухую (В, Г) массы и на массу воды (Д, Е) в световых (А, В, Д) и теневых (Б, Г, Е) листьях березы. Обозначения те же, что на рис. 1.

Содержание серы на единицу сухой массы на опытных участках было достоверно больше, чем в контроле у световых листьев на 15-65% (кроме июля для участка 2), а у теневых листьев только в половине случаев — на 32-48% (рис. 2 в, г). Этот показатель, в целом, был близким у световых и теневых листьев. В ряде случаев имела место тенденция большей величины показателя у теневых листьев в контроле (на 3-7%) и у световых листьев на участке 1 (на 9%). Несомненно, что на данный показатель влияет изменчивость сухой массы листа во время вегетации, например, за счет крахмала [4]. Известно, что чрезмерное накопление в листьях крахмала служит симптомом неблагоприятных

условий произрастания растений [10]. Это характерно и в условиях загрязнения воздуха кислыми газами [11].

Содержание серы на единицу массы воды на опытных участках было достоверно больше на 15-72% у световых и на 22-64% у теневых листьев (рис. 2 д, е). Имела место тенденция большего значения данного показателя (на 4-12%) у световых листьев по сравнению с теневыми. Изменчивость содержания воды на единицу площади во время вегетации была небольшой. На более загрязненном участке 1 у обоих типов листьев имела место тенденция последовательного снижения содержания воды во время вегетации. Однако ежемесячное снижение показателя не превышало ошибку средней. На участке 2 и в контроле наблюдали только незначительное (в пределах ошибки средней) повышение содержания воды на начало июля с последующим снижением к началу августа. Как следствие последовательного снижения содержания воды во время вегетации, содержание серы на единицу массы воды у обоих типов листьев на участке 1 было достоверно больше, чем в контроле в среднем на 47%, тогда как на участке 2 только на 31%. Эти различия можно объяснить негативным влиянием сильного загрязнения на водный режим листа.

Влияние источника загрязнения на содержание серы в листьях наименее выражено при расчете его на единицу сухой массы, а наиболее — при расчете его на единицу массы хлорофилла. Последнее связано с сильным негативным влиянием диоксида серы на содержание хлорофилла. Изменение содержания серы в листьях обоих типов во время вегетации было значительным при всех способах расчета и на всех участках, включая контроль (табл. 1). Наибольшее увеличение содержания серы в листьях во всех случаях имело место в июле, когда завершалось формирование листьев. Это явление можно объяснить следующим образом. Известно, что газообразные загрязнители воздуха попадают в листья во время их газообмена со средой. Интенсивность газообмена определяется фотосинтезом. Скорость фотосинтеза на единицу площади увеличивается по мере роста и развития листа и достигает максимума в период завершения этих процессов, а затем снижается [3]. Это характерно и для листьев березы [12]. Молодые листья во время их роста и развития наиболее активно поглощают диоксид серы [13], [14].

Таблица 1

**Изменение содержания серы в световых и теневых листьях березы во время вегетации (в % за данный месяц; плюс — увеличение, минус — снижение)**

Участки берез	Тип листьев					
	Световые			Теневые		
	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август
Сера, мг м <sup>-2</sup> площади листа						
Контроль	+34	+40	-1	+25	+51	-1
Участок 2	+18	+63	+10	+22	+72	+8
Участок 1	+22	+52	+15	+17	+53	+14
Сера, мг г <sup>-1</sup> свежей массы						
Контроль	+20	+43	-2	+17	+49	-2
Участок 2	+1	+66	+12	+6	+69	+9
Участок 1	+14	+39	+23	+9	+45	+22
Сера, мг г <sup>-1</sup> сухой массы						

Окончание табл. 1

Контроль	+14	+27	+1	+10	+31	-2
Участок 2	+13	+49	+18	-16	+44	+16
Участок 1	-3	+35	+33	-8	+28	+33
Серa, мг г <sup>-1</sup> воды						
Контроль	+23	+52	-3	+22	+58	-2
Участок 2	+14	+78	+8	+18	+83	+5
Участок 1	+25	+57	+17	+18	+56	+16

В среднем, по четырем способам расчета, увеличение содержания серы за июль на участках 1, 2 и контрольном в световых и теневых листьях составило соответственно 46, 64, 41 и 46, 67, 48% (таблица). По данному показателю световые и теневые листья не только не различались, но в контроле и на менее загрязненном участке 2 имела место тенденция большего увеличения содержания серы в теневых листьях по сравнению со световыми. Это позволяет предполагать, что скорость фотосинтеза теневых листьев не ниже световых.

Известно, что у березы скорость фотосинтеза теневых листьев ниже, чем у световых [15], однако эта скорость фотосинтеза рассчитывалась на единицу площади листа, которая у теневых листьев больше, чем у световых. Значит, скорость фотосинтеза целого теневого листа может быть не ниже целого светового листа. Поскольку в контроле в августе накопления серы в листьях практически не было, в отличие от опытных участков (табл. 1), то можно предположить, что накопление серы в листьях контрольных растений происходило, главным образом, из корневой системы, а не воздушным путем. Таким образом, степень накопления серы в листьях в норме будет зависеть от скорости фотосинтеза во время роста и формирования листьев и от концентрации растворимых соединений серы в почве. Это может служить объяснением значительного колебания содержания серы в листьях в норме [1]. Меньшую степень накопления серы в июле на более загрязненном участке 1, по сравнению с участком 2 (табл. 1), можно объяснить более сильным негативным действием диоксида серы на фотосинтез [10] на участке 1. Однако такое снижение, вероятно, происходит только во время поглощения диоксида серы и некоторое время после него. В остальное время клетки мезофилла листа, сохранившие жизнеспособность, обладали скоростью фотосинтеза, не ниже контроля. Это позволяло увеличить содержание серы (в среднем по четырем способам расчета) в световых листьях относительно контроля на опытном участке 1 на 69 и на участке 2 на 43%. Так как поглощенные листом воздушные загрязнители типа диоксида серы могут перемещаться по ксилеме и флоэме [16], то часть серы, очевидно, по флоэме транспортировалась в другие органы растений. Значит, определяемое нами содержание серы в листьях на опытных участках не отражает полного количества поглощенного диоксида серы, которое являлось причиной негативных последствий для растений. Это может служить основанием для скепсиса, использовать содержание серы в листьях для оценки степени отрицательного действия диоксида серы на растения [2].

Таким образом, в период роста и формирования листа (июнь-июль) содержание серы увеличивалось, как в опыте, так и в контроле у обоих типов листьев. Наибольшее увеличение проявлялось в июле на всех участках. В целом, за вегетацию на опытных участках серы в листьях накапливалось больше, чем

в контроле. Накопление серы за июль самым большим было на участке 2, тогда как на участке 1 близким к контролю. Снижение содержания хлорофилла во время вегетации в условиях загрязнения, по сравнению с контролем, ассоциирующее с увеличением содержания серы на единицу площади листа, приводит к значительно большему увеличению содержания серы на единицу массы хлорофилла.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Трешоу М. Диагностика влияния загрязнения воздуха и сходство симптомов // Загрязнение воздуха и жизнь растений. Пер. с англ. Л., 1988. С. 126-143.
2. Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. М., 1979. 200 с.
3. Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
4. Vasfilov S.P. Analysis of the causes of variability of the dry leaf mass-per-area ration // Biol. Bull. Reviews. 2012. V. 2. № 3. Pp. 238-253.
5. Гаврилова В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. М., 1975. 392 с.
6. Маслов Ю.И. Микроопределение серы в растительном материале // Методы биохимического анализа. Л., 1978. С. 146-154.
7. Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости растений. М.: Наука, 1978. 215 с.
8. Васфилов С.П. Возможные пути негативного влияния кислых газов на растения // Журнал общей биологии. 2003. № 2. Т. 64. С. 146-159.
9. Илькун Г.М. Газоустойчивость растений. Вопросы экологии и физиологии. Киев, 1971. 146 с.
10. Эдвардс Дж., Уокер Д. Фотосинтез  $C_3$ — и  $C_4$ —растений: механизмы регуляции. Пер. с англ. М., 1986. 560 с.
11. Илькун Г.М. Загрязнители атмосферы и растения. Киев, 1978. 246 с.
12. Oleksyn, J., Zytowski, R., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Karolewski, P. Ontogenetic patterns of leaf  $CO_2$  exchange, morphology and chemistry in *Betula pendula* trees // Trees. 2000. V. 14. Pp. 271-281.
13. Мальхотра С.С. Биохимическое и физиологическое действие приоритетных загрязняющих веществ // Загрязнение воздуха и жизнь растений. Л.: Гидрометеиздат, 1988. С. 144-189.
14. Барахтенова Л.А. Воздушные поллютанты и обмен серы у сосны обыкновенной, пороговые концентрации, эффекты защиты // Сибирский экологический журнал. 1995. № 6. С. 478-494.
15. Atkinson, M.D. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. // J. Ecology. 1992. V. 80. № 4. Pp. 837-870.
16. Paul, R. Translocation du soufre d'origine atmospherique dans la plante // Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 1976. V. 109. № 1. Pp. 13-23.

## REFERENCES

1. Threshow, M. Diagnosis of air pollution effects and similarity of symptoms // *Zagryaznenie vozduha i zhizn' rastenij* [Air pollution and plant life]. / Transl. fr. Eng. Leningrad, 1988. Pp. 126-143. (in Russian).
2. Guderian, R. *Zagryaznenie vozduшной sredy* [Air pollution]. Moscow, 1979. 200 p. (in Russian).
3. Mokronosov, A.T. *Ontogeneticheskiy aspekt fotosinteza* [Ontogenetic aspect of photosynthesis]. Moscow, 1981. 196 p. (in Russian).
4. Vasfilov S.P. Analysis of the causes of variability of the dry leaf mass-per-area ration. *Biol Bull. Reviews*. 2012. V. 2. № 3. P. 238-253.

5. Gavrilova, V.F., Ladygina, M.E., Handobina, L.M. *Bol'shoj praktikum po fiziologii rastenij. Fotosintez. Dyhanie* [Extended practical course in phytophysiology. Photosynthesis. Breathing]. Moscow, 1975. 392 p. (in Russian).
6. Maslov, Ju.I. Sulphur microdetermination in plant material // *Metody biohimicheskogo analiza* [Methods of biochemical analysis]. Leningrad, 1978. Pp. 146-154. (in Russian).
7. Cel'niker, Ju.L. *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti rastenij* [Physiological basics of shade tolerance of plants]. Moscow, 1978. 215 p. (in Russian).
8. Vasilov, S.P. Possible ways of acid gases negative impact on plants. *Zhurnal obshchej biologii — General Biology Journal*. 2003. Vol. 64. №. 2. Pp. 146-159. (in Russian).
9. Il'kun, G.M. *Gazoustojchivost' rastenij. Voprosy jekologii i fiziologii* [Gas resistance of plants. Problems of ecology and physiology]. Kiev, 1971. 146 p. (in Russian).
10. Edwards, G., Walker, D. *Fotosintez  $C_3$ — i  $C_4$ —rastenij: mehanizmy reguljicii* [ $C_3$ ,  $C_4$ : Mechanisms and Cellular and Environmental Regulation of Photosynthesis] / Transl. fr. Eng. Moscow, 1986. 560 p. (in Russian).
11. Il'kun, G.M. *Zagrjazniteli atmosfery i rastenija* [Atmospheric air pollutants and plants]. Kiev, 1978. 246 p. (in Russian).
12. Oleksyn, J., Zytowskiak, R., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Karolewski, P. Ontogenetic patterns of leaf  $CO_2$  exchange, morphology and chemistry in *Betula pendula* trees. *Trees*. 2000. V. 14. Pp. 271-281.
13. Mal'hotra, S.S. Biochemical and physiological activity of priority pollutants // *Zagrjaznenie vozduha i zhizn' rastenij* [Air pollution and plants life]. Leningrad, 1988. Pp. 144-189. (in Russian).
14. Barahtenova, L.A. Air pollutants and pinus silvestris sulphur balance, threshold concentration limits, protection effects. *Sibirskij jekologicheskij zhurnal — Siberian Ecological Journal*. 1995. № 6. Pp. 478-494. (in Russian).
15. Atkinson, M.D. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. *J. Ecology*. 1992. V. 80. № 4. Pp. 837-870.
16. Paul, R. Translocation du soufre d'origine atmosferique dans la plante. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 1976. V. 109. № 1. Pp. 13-23.