

УДК 630*181.3:504.73.05:504.3.054

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЭКТОМИКОРИЗ *ABIES SIBIRICA* LEDEB. И *PICEA OBOVATA* LEDEB. В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ВЫБРОСАМИ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО КОМБИНАТА

© 2004 г. Д. В. Веселкин

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 04. 11. 2002 г.

Рассмотрено изменение анатомических признаков эктомикориз пихты сибирской и ели сибирской в условиях загрязнения естественных лесов тяжелыми металлами (Cu, Zn, Cd, Pb, As и Fe) и сернистым ангидридом. С ростом техногенной нагрузки общий радиус микоризных окончаний и корней растений, входящих в их состав, возрастает в органогенном горизонте и уменьшается в минеральной части почвы. Абсолютная толщина грибных микоризных чехлов и их относительный вклад в общий объем поглощающих органов при загрязнении возрастают. Предполагается, что установленные реакции имеют адаптивный характер и направлены на компенсацию негативных эффектов, вызванных техногенным загрязнением.

Ключевые слова: эктомикориза, корни, тяжелые металлы, *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., грибной чехол, анатомия.

Реакции эктомикориз – физиологически наиболее активной части корневой системы деревьев – на техногенные воздействия исследованы довольно слабо, что отражает существующий общий дисбаланс в интенсивности изучения строения и экологии над- и подземных частей древесных растений (Швиденко и др., 2000). В настоящее время неплохо задокументированы изменения в строении эктомикориз, обусловленные воздействием газообразных поллютантов и приводящие в общем к ослаблению микоризообразования, фиксируемому по различным параметрам (Reich et al., 1985; Stroo et al., 1988; Adams, O'Neill, 1991; Шкараба и др., 1991; Ohtonen et al., 1993; Веселкин, 2002б). Меньше объем данных (Dixon, 1988; Ярмишко, 1990; Leyval et al., 1997) и соответственно менее ясна реакция эктомикориз на загрязнение ионами металлов.

Общая реакция системы “гриб–растение” на любой тип воздействия, в том числе и на загрязнение тяжелыми металлами, определяется, очевидно, глубиной стресса и характером ответных реакций отдельных симбионтов. Реакция собственно корней деревьев на повышенные концентрации ионов тяжелых металлов в почвенном растворе негативна, что выражается в торможении роста корней, приобретении ими специфических морфологических особенностей, увеличении доли мертвых корней в общей биомассе (Черненко, 1987; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Ярмишко,

1990; Helmisaari et al., 1999). Эктомикоризные грибы обладают довольно значительной устойчивостью к токсическому воздействию ионов металлов (Willenborg et al., 1990; Wilkinson, Dickinson, 1995), что связано с особенностями их метаболизма и способностью депонировать ионы металлов в неактивной форме на клеточных стенках и (или) в клеточных вакуолях (Горбунова, Терехова, 1995; Leyval et al., 1997). Парадоксально, но физиологические и экологические последствия формирования эктомикориз в условиях повышенных концентраций тяжелых металлов в почве, свидетельствующие об их барьерной роли по отношению к ионам металлов (Dixon, 1988; Wilkinson, Dickinson, 1995; Leyval et al., 1997), изучены едва ли не лучше, чем собственно феноменология реакций эктомикориз на данный тип токсических нагрузок.

В настоящей работе излагаются результаты исследования анатомического строения эктомикориз двух доминантных для бореальной зоны Евразии видов деревьев (пихты сибирской – *Abies sibirica* Ledeb. и ели сибирской – *Picea obovata* Ledeb.) в условиях крупномасштабного загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината.

Таблица 1. Характеристика пробных площадей (размах значений)

Показатель	Зона нагрузки		
	фоновая	буферная	импактная
Высота над ур. м., м	360–380	370–420	360–380
Состав древостоев	6П4Е + Б; 9П1Е + Б	6П4Е + Ос, Лп; 5П5Е + Б; 7П3Е; 8Е2П; 7Е3П	9П1Е + Б; 6П4Е + Б, Лп; 5П5Е; 8П2Е
Запас*, м ³ /га	170–314	160–340	28–216
Доля сухостоя по запасу*, %	2.5–11.1	3.2–23.7	11.0–37.7
Растительная ассоциация*	Неморально-кисличная	Неморально-кисличная; кислично-разнотравная	Злаково-хвощовая; мохово-хвощовая
Содержание в А0**, мкг/г			
Cu	60–249	94–3134	2437–7969
Cd	2.00–5.75	3.23–18.73	8.27–22.88
Pb	54–120	69–1065	776–1738
Индекс загрязнения подстилки***	1.13–1.17	4.71–14.62	17.20–32.67

* Данные Е.Л. Воробейчика и др., 1994.

** Концентрации подвижных форм металлов (экстрагент – 5 %-ная HNO₃) измерены Э.Х. Ахуновой на атомно-абсорбционном спектрофотометре ААС-3 фирмы Карл Цейс в лаборатории экологической токсикологии ИЭРиЖ УрО РАН.

*** Индекс загрязнения подстилки – показатель превышения в данной точке фонового уровня загрязнения по комплексу поллютантов (Cu, Cd, Pb). Обоснование выбора данного индекса и порядок расчетов приведены в работе Е.Л. Воробейчика и др., 1994.

РАЙОН И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы проведены в естественных южнотаежных темнохвойных лесах Среднего Урала с разной степенью техногенной нарушенности. Пробные площади расположены в зоне воздействия Среднеуральского медеплавильного завода, выбрасывающего в атмосферу большие количества твердых (Cu, Zn, Cd, Pb, As и Fe) и газообразных (SO₂) промышленных отходов. Вокруг предприятия выделены три зоны техногенной нагрузки (Воробейчик и др., 1994): импактная (пробные площади на удалениях 1 и 2 км от завода), буферная (4.5 и 7 км) и фоновая (30 км). В непосредственной близости от предприятия уровень содержания кислоторастворимых форм Cu в подстилке выше фонового в 65 раз, Pb – в 18 раз, Cd – в 3–5 раз (табл. 1). Регистрируется техногенное подкисление почв (Воробейчик, 1995). Исходно на пробных площадях были представлены елово-пихтовые леса липнякового и кисличникового типов леса на серых лесных почвах, которые в результате техногенной трансформации существенно изменены (Воробейчик и др., 1994).

Корни и эктомикоризы подроста ели и пихты отобраны в 1995 г. без дифференциации по их приуроченности к почвенным горизонтам; объем выборки – 30 растений и 100 случайно отобранных корневых окончаний в каждой зоне. Образцы корней деревьев пихты первого яруса отобраны в 1997 г. отдельно из лесной подстилки, гумусово-аккумулятивного (непосредственно под подстилкой)

и элювиального (с глубины 15–20 см) почвенных горизонтов. На 18 (4–10 в пределах зоны) пробных площадях отобрано по пять проб корней; объем выборки – 150–300 окончаний из каждого почвенного горизонта в каждой зоне. Микоризы двулетних всходов пихты отобраны в 1998 г. у растений с 15 пробных площадей; объем выборки – 30–100 особей и 130–250 окончаний в каждой зоне. Сбор материала всегда проводили в конце вегетационного периода. Образцы фиксировали в 4%-ном формалине.

Поперечные срезы около 2700 микоризных окончаний толщиной 10–20 мкм просматривали и измеряли в глицерине без окрашивания. С одного окончания анализировали один срез. На каждом срезе фиксировали или рассчитывали следующие параметры: наличие грибного чехла и его подтип; общий радиус микоризного окончания (r_1) – от середины центрального цилиндра до наружной кромки чехла; толщину грибного чехла (m); радиус корня растения в микоризном окончании (r_2) – разность r_1 и m . На основании r_1 и r_2 рассчитывали долю чехла в объеме микоризного окончания (d) по формуле

$$d = \frac{(r_1^2 - r_2^2)}{r_1^2} 100\%,$$

предполагая, что микоризное окончание представляет собой цилиндр (корень) с надетой на него втулкой (чехол), которые на всем протяжении

Таблица 2. Размерные параметры микоризных окончаний в градиенте загрязнения (общие реакции)

Параметр	Объект	Зона нагрузки		
		фоновая	буферная	импактная
Общий радиус окончания, мкм	Ель, подрост	183 ± 7	211 ± 5**	209 ± 8**
	Пихта, всходы	236 ± 7	270 ± 5***	299 ± 5***
	Пихта, подрост	266 ± 8	292 ± 7**	312 ± 9**
	Пихта, А0	281 ± 6	286 ± 4	309 ± 7**
	Пихта, А1	277 ± 6	284 ± 4	266 ± 5
	Пихта, А1В	277 ± 6	285 ± 4	263 ± 3*
Радиус корня, мкм	Ель, подрост	166 ± 7	189 ± 5*	185 ± 7*
	Пихта, всходы	203 ± 6	236 ± 4***	250 ± 4***
	Пихта, подрост	238 ± 7	261 ± 6*	286 ± 8***
	Пихта, А0	252 ± 6	262 ± 4	275 ± 7*
	Пихта, А1	250 ± 5	258 ± 3	235 ± 4**
	Пихта, А1В	256 ± 6	258 ± 4	236 ± 3***
Толщина чехла, мкм	Ель, подрост	19 ± 2	25 ± 3*	27 ± 3*
	Пихта, всходы	33 ± 3	36 ± 2	51 ± 2***
	Пихта, подрост	30 ± 2	35 ± 2	29 ± 2
	Пихта, А0	30 ± 1	32 ± 1	36 ± 2*
	Пихта, А1	28 ± 2	31 ± 1	34 ± 1*
	Пихта, А1В	24 ± 1	30 ± 1**	30 ± 1**
Доля объема чехла, %	Ель, подрост	18.8 ± 1.5	21.9 ± 1.1	23.6 ± 1.6
	Пихта, всходы	26.1 ± 1.1	23.9 ± 0.7	29.8 ± 0.8**
	Пихта, подрост	20.7 ± 1.1	21.6 ± 0.9	16.9 ± 1.2*
	Пихта, А0	20.1 ± 0.8	21.6 ± 0.7	22.4 ± 0.9
	Пихта, А1	19.4 ± 0.9	20.3 ± 0.6	22.5 ± 0.7*
	Пихта, А1В	16.9 ± 0.8	19.8 ± 0.5**	21.3 ± 0.4***

Примечание. Достоверность различий с фоновыми показателями: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

имеют одинаковые радиус и толщину. В ряде случаев фиксировали встречаемость или отсутствие в наружных слоях паренхимы коры корня танниновых клеток – уплощенных клеток с темноокрашенным содержимым и подсчитывали число слоев танниновых и “живых”, сохранивших исходную изодиаметрическую форму, клеток коры корня. Если все клетки коровой паренхимы теряли изодиаметрическую форму, такие окончания считали окончаниями без тургора.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общие реакции. Динамика общих (определенных для всей совокупности проанализированных эктомикоризных окончаний) размерных параметров в токсическом градиенте представлена в табл. 2. При максимальном загрязнении у обоих видов в младших возрастных группах наблюдается увеличение общего радиуса микоризных окончаний на 10–27% по сравнению с фоном. У взрос-

лых растений общий радиус при загрязнении возрастает в подстилке (на 10%), но снижается в минеральной части почвы.

Изменение абсолютных (в мкм) поперечных размеров эктомикоризных окончаний обусловлено прежде всего изменением размеров корней растения, входящих в их состав. У всходов и подроста, а также в подстилке в условиях загрязнения средний радиус корня увеличивается на 9–23% по сравнению с фоном и уменьшается на 6–8% у микоризных окончаний взрослых деревьев из гумусово-аккумулятивного (А1) и элювиально-го (А1В) почвенных горизонтов.

Следует отметить, что сбор образцов корней всходов, подроста и образцов корней взрослых деревьев из подстилки в импактной зоне осуществлен не при самых максимальных уровнях нагрузки (индекс загрязнения 17–20 ед.), так как при большем загрязнении развитие корней в подстилке полностью подавляется (Веселкин, 2002а). Образцы из минеральной части почвы отобраны во

Таблица 3. Качественные параметры микоризных окончаний в градиенте загрязнения (общие реакции)

Параметр	Объект	Зона нагрузки		
		фоновая	буферная	импактная
Встречаемость окончаний с таниновыми клетками, %	Пихта, всходы	36.25	33.51	59.47***
	Пихта, А0	63.63	78.60**	90.12***
	Пихта, А1	60.95	75.10*	75.84*
	Пихта, А1В	59.13	76.28**	77.09**
Встречаемость окончаний с сохранным тургором клеток коры корня, %	Пихта, всходы	88.75	79.67	79.08
	Пихта, А0	71.42	76.61	90.24**
	Пихта, А1	82.24	74.69	74.38
	Пихта, А1В	83.87	79.21	84.44

Примечание. Достоверность различий с фоновыми показателями: * - $p < 0.05$; ** - $p < 0.01$; *** - $p < 0.001$.

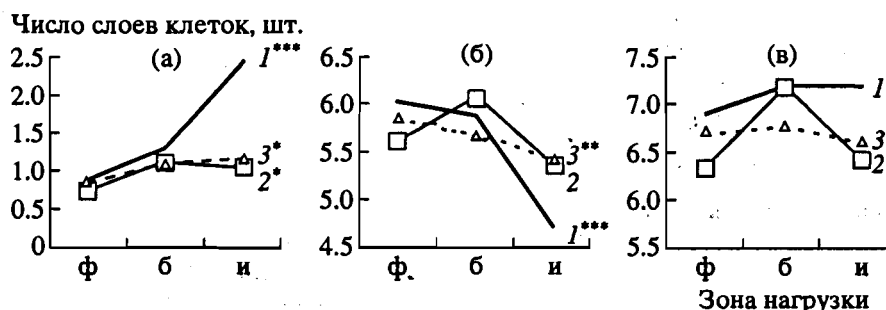
всем возможном диапазоне нагрузок – вплоть до последних сохранившихся вблизи завода фрагментов леса. Материал из А1 и А1В с импактной зоны был разбит на две подвыборки: пробы, в которых корней в подстилке нет (сильное загрязнение), и пробы, где корни в подстилке зафиксированы (меньшее загрязнение или более оптимальные условия). Оказалось, что поперечные размеры корней значительно снижаются в пробах с максимальным загрязнением – 232 ± 6 мкм (А1) и 235 ± 3 мкм (А1В), оставаясь во второй подвыборке на уровне фоновых значений (256 ± 11 и 240 ± 9 мкм).

Средняя толщина грибных чехлов у всех объектов исследования при наибольшем загрязнении возрастает на 6–18 мкм – на 20–55% по сравнению с фоновыми значениями. Исключение составляют чехлы микориз подроста пихты, средняя мощность которых в градиенте загрязнения не изменяется.

Характеристикой, которая позволяет сравнить степень техногенной трансформации разме-

ров собственно корня и грибного чехла, является доля чехла в общем объеме микоризного окончания. В ряде случаев (у подростка ели и в подстилке) этот параметр в градиенте условий остается неизменным, поскольку размеры и корня и чехла изменяются примерно в равной степени. У всходов и в горизонтах А1 и А1В вклад гриба в формирование общего объема микоризных окончаний при загрязнении повышается, а у подростка пихты – уменьшается.

Отметим, что если изменения какого-либо признака фиксируются уже в буферной зоне, то его значения здесь являются промежуточными между значениями в импактной и фоновой зонах: “выбросы” в буферной зоне статистически недостоверны. В целом техногенная динамика размерных признаков микоризных окончаний темной хвойных свидетельствует о происходящем под влиянием загрязнения выбросами медетеплавильного комбината увеличении объема физиологически активных поглощающих органов. Эту реакцию осуществляют, как правило, оба партнера



Изменение числа слоев таниновых (а) и “живых” (б) клеток коры корня, а также их общего числа (в) в градиенте загрязнения у микоризных окончаний взрослых деревьев пихты:

1 – подстилка, 2 – гумусово-аккумулятивный, 3 – элювиальный горизонт; ф – фоновая, б – буферная, и – импактная зоны нагрузки. Достоверность различий показателей в фоновой и импактной зонах: * - $p < 0.05$; ** - $p < 0.01$; *** - $p < 0.001$.

эктомикоризных ассоциаций, реже – только один из симбионтов.

Физиологические механизмы техногенно обусловленного изменения размеров корней в составе микоризных окончаний могут быть различны. Например, танниновые клетки, как правило, сдавлены в радиальном направлении, и, следовательно, их высокая представленность может привести к уменьшению диаметра корня. Однако этот механизм, если и “работает” (что можно предполагать для окончаний из А1 и А1В горизонтов – табл. 3 и рисунок), все же не является универсальным, так как у всходов пихты и в подстилке, несмотря на выраженное возрастание встречаемости и обилия танниновых клеток в импактной зоне, радиус корня увеличивается. Другой возможный механизм возрастания или уменьшения размеров корня – изменение числа слоев живых клеток паренхимы корня или их общего числа. Это предположение подтверждается результатами множественного регрессионного анализа, которые свидетельствуют о том, что во всех зонах нагрузки число слоев “живых” клеток положительно и теснее прочих параметров связано с радиусом корня, но не подтверждается при анализе техногенной динамики рассматриваемых признаков. В некоторой степени оправдывается также предположение о том, что средние размеры корня связаны со степенью нарушения тургоресцентного состояния клеток коры корня. У микоризных окончаний взрослых деревьев, отобранных в подстилке, в условиях загрязнения доля окончаний с тургором (и радиус корня) достоверно выше по сравнению с фоновой зоной. Резкие различия размеров корней в гумусово-аккумулятивном горизонте в пределах импактной зоны могут объясняться тем, что в пробах, где корни в подстилке отсутствуют, тургор утерян примерно у 30% окончаний, а в более благоприятных условиях доля таких окончаний не превышает 2%.

Обилие танниновых (отмерших) клеток и доля окончаний с утерянным тургором – признаки, по которым можно судить о жизнеспособности корней. Динамика первого признака свидетельствует в пользу предположения о происходящем с ростом техногенной нагрузки повреждении корней деревьев, а второго – об отсутствии или недостаточной выраженности данного процесса.

Дифференциальные реакции. Эктомикоризные чехлы различаются по типу базовой анатомической структуры: псевдопаренхиматические, плектенхиматические, двойные, бесструктурные и между микоризными окончаниями с чехлами разного сложения существуют устойчивые различия, основные из которых – различия по толщине чехла и встречаемости танниновых клеток (Веселкин, 2001б). При этом с ростом уровня техно-

генной нагрузки у всех исследованных объектов обилие чехлов с элементами псевдопаренхиматического сложения снижается, а бесструктурных – возрастает (Веселкин, 1999).

Техногенные изменения ряда анатомических признаков в группах микориз с чехлами разного строения приведены в табл. 4, а в табл. 5 представлены полученные в серии двухфакторных дисперсионных анализов оценки долей общей дисперсии некоторых признаков, объясняемых влиянием двух факторов: типом сложения чехла (градации – “плектенхиматические”, “псевдопаренхиматические” и “бесструктурные”) и местом отбора проб (“импактная”, “буферная”, “фоновая” зоны).

Радиус корня сильнее зависит от зоны нагрузки, чем от структуры чехла, формирующегося на его поверхности, поэтому динамика данного признака в градиенте условий, скорее всего, не связана с изменением представленности чехлов разного сложения. Иной механизм преобразования имеют признаки “встречаемость окончаний с танниновыми клетками” и “встречаемость окончаний с сохраненным тургором”, которые в двухфакторной модели слабо зависят от степени нарушения местообитаний и в большей мере – от типа сложения чехла. На общую установленную для этих признаков динамику сильнее влияет повышение с ростом нагрузки обилия бесструктурных чехлов при параллельном снижении обилия плектенхиматических (у первых танниновые клетки и потеря тургора встречаются очень часто, у вторых – реже). Промежуточным механизмом изменения определенных во всей совокупности окончаний реакций обладают, вероятно, признаки “толщина чехла” и “доля объема чехла”. В двухфакторной модели они детерминируются как типом сложения чехла (сильнее), так и зоной нагрузки (слабее). Заметим, что наиболее характерно возрастание мощности для слабо структурированных плектенхиматических чехлов, в меньшей степени – для псевдопаренхиматических. Утолщение бесструктурных чехлов фиксируется на уровне тенденции, что обусловлено, скорее всего, их низким обилием во многих пробах и соответствующей низкой надежностью оценок средних значений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Утолщение – известный симптом токсического действия ионов меди на корни растений (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). В нашем случае этот процесс зафиксирован у двух видов темнохвойных растений при загрязнении естественных экосистем пылью тяжелых металлов. Следует отметить, что возрастание поперечных размеров микоризных окончаний не означает одновременного возрастания их абсолютного объема при попытке оценить

Таблица 4. Размерные и качественные параметры микоризных окончаний в градиенте загрязнения (дифференциальные реакции)

Объект	Тип сложения чехла и зона нагрузки								
	плектенхиматический			псевдопаренхиматический			бесструктурный		
	ф	б	и	ф	б	и	ф	б	и
Радиус корня, мкм									
Ель, подрост	167	192	186	174	189	178	149	183	168
Пихта, всходы	194	221*	245***	213	238**	251**	158	255**	257**
Пихта, подрост	245	272**	297***	238	268	327**	212	207	234
Пихта, А0	259	258	267	253	250	264	239	237	276
Пихта, А1	257	248	226**	241	262**	234	245	233	239
Пихта, А1В	248	257	233	250	250	232	239	257	235
Толщина чехла, мкм									
Ель, подрост	15	22**	27**	33	40	30	11	10	13
Пихта, всходы	27	27	45***	37	37	48*	37	45	62
Пихта, подрост	25	33	30	42	42	38	14	16	19
Пихта, А0	27	28	34	32	33	40*	23	35	36
Пихта, А1	23	23	36***	33	34	37	26	34	28
Пихта, А1В	20	25	28*	27	32	31	20	25	27
Встречаемость окончаний с танниновыми клетками, %									
Пихта, всходы	53.1	23.8***	59.2	18.2	29.7	23.5	100.0	85.7	85.4
Пихта, А0	73.0	84.2	88.4	49.2	60.8	88.2	100.0	100.0	100.0
Пихта, А1	65.6	83.6	71.9	53.2	62.6	75.7	72.2	100.0*	78.7
Пихта, А1В	67.9	87.7	77.2	51.9	71.9**	76.0**	79.0	89.8	88.1

Примечание. Достоверность различий с фоновыми показателями: * - $p < 0.05$; ** - $p < 0.01$; *** - $p < 0.001$; ф - фоновая, б - буферная, и - импактная зона.

Таблица 5. Средняя доля (%) дисперсии параметров строения эктомикоризных окончаний, объясняемая влиянием типа сложения чехла и зоной техногенной нагрузки (в скобках - пределы колебаний)

Параметр	Фактор		
	Тип сложения чехла	Зоны нагрузки	Взаимодействие факторов
Радиус корня	1.27 (0.02-5.05)	4.45 (1.44-10.07)	1.15 (0.29-2.22)
Толщина чехла	8.14 (2.59-18.39)	3.02 (0.33-7.99)	1.76 (0.09-3.92)
Доля объема чехла	8.39 (3.92-15.66)	2.93 (0.49-5.58)	2.09 (0.05-5.18)
Встречаемость окончаний с танниновыми клетками	6.67 (2.38-11.75)	0.96 (0.19-1.62)	1.85 (0.51-3.45)
Встречаемость окончаний с сохраненным тургором клеток коры корня	5.36 (0.34-8.49)	0.71 (0.20-1.29)	0.57 (0.33-0.92)

гипотетическое “среднее” окончание. Это связано с тем, что длина корневых окончаний последнего порядка ветвления в импактной зоне существенно снижается (Веселкин, 1999, 2001a). Однозначную интерпретацию полученных данных затрудняет то, что в изученном градиенте увеличение поперечных размеров корней наблюдается только в верхних почвенных горизонтах (где сосредоточена большая часть корней всходов и подроста), а в минеральной части почвы радиус корней с ростом нагрузки уменьшается. Причины данных различий в настоящее время не ясны, и можно привести только наиболее общие рассуждения.

Под влиянием тяжелых металлов интенсифицируется отмирание корней деревьев (Ярмишко, 1990; Helmisaari et al., 1999). При этом на загрязненных территориях новообразование корней все же происходит, но большая часть возникших тонких корней быстро переходит в категорию отмерших (Helmisaari et al., 1999). Это свидетельствует о возможном снижении продолжительности жизни корней в условиях загрязнения тяжелыми металлами. Заметим, что скорость новообразования и отмирания корней зависит от многих внешних факторов: сезона и условий вегетационного периода в целом, обеспеченности элементами минерального питания, влажности почвы, ее токсичности (Орлов, Кошельков, 1971; Makkonen, Helmisaari, 1998; Helmisaari et al., 1999). Поэтому, возможно, для каждой зоны техногенной нагрузки и каждого почвенного горизонта характерны свои продолжительность существования корневых окончаний и период их обновления, с чем могут быть связаны особенности динамики многих рассмотренных признаков.

Утолщение грибных чехлов в условиях воздействия выбросов медеплавильного комбината, на наш взгляд, – надежно установленная реакция, поскольку снижения толщины не наблюдалось ни у одного из исследованных объектов, ни в пределах групп микоризных окончаний с чехлами одного и того же типа сложения. В литературе данный феномен не описан. Напротив, имеющиеся данные (Шкараба и др., 1991; Веселкин, 2002б) свидетельствуют о снижении толщины чехлов в условиях техногенных воздействий. По нашему мнению, причина такого несоответствия заключается в специфике типа техногенного воздействия. В указанных работах вывод о снижении толщины чехлов сделан при загрязнении окружающей среды газообразными веществами. В нашем случае наибольшее влияние на экосистемы в целом, и на подземные органы растений в том числе, оказывает токсичность почвы, возникающая вследствие накопления высоких концентраций ионов Cu, Cd, Pb и Zn.

Газообразные поллютанты в районе действия выбросов СУМЗ_а (SO₂), безусловно, также ока-

зывают повреждающее влияние и на надземные, и на подземные органы растений. Во втором случае влияние может быть прямым – подкисление почвенного раствора и увеличение токсичности ионов металлов (Воробейчик, 1995) и опосредованным – через изменение объемов транслоцируемых в подземные органы продуктов фотосинтеза (Ohtonen et al., 1993). Последний механизм можно было бы привлечь для объяснения наблюдаемого при наибольшем загрязнении снижения размеров корней в микоризных окончаниях, предполагая “выход” в этих условиях на первое место по силе воздействия сернистого ангидрида. Однако к такой трактовке следует относиться осторожно, так как в этом случае уменьшилось бы и количество ресурсов, доступных грибному партнеру, чего, исходя из наших данных, мы предположить не можем. Заметим, что при газообразном загрязнении выбросами криолитового завода фиксируется не только уменьшение толщины грибных чехлов, но и снижение радиуса поглощающих корней, входящих в состав микоризных окончаний сосны (Веселкин, 2002б).

Особо следует отметить, что наряду с признаками лучшего развития растительного и грибного компонентов эктомикориз в условиях загрязнения на анатомическом уровне отчетливо проявляются и признаки их повреждения и снижения физиологической активности: потеря тургоресцентного состояния, возрастание встречаемости отмерших клеток в корнях, число которых отрицательно коррелирует с физиологической активностью микориз (Qian et al., 1998), и возрастание встречаемости бесструктурных чехлов (Веселкин, 1999), ассоциированных с завершающими этапами развития эктомикориз (Семенова, 1980). Характерно, что близкий спектр реакций выявлен и по морфологическим признакам: с ростом нагрузки увеличивается длина проводящих корней, а также количество поглощающих корней и микориз при их отчетливом повреждении (Веселкин, 1999, 2002в). Схожие закономерности трансформации корневых систем всходов хвойных при загрязнении тяжелыми металлами описаны Н.И. Ставровой (1990) в вегетационном эксперименте.

Учитывая, что в неблагоприятных эдафических условиях по сравнению с оптимальными подземные органы деревьев развиваются опережающими темпами (Абражко, 1973; Бобкова, 1987; Прокушкин и др., 2000), правдоподобное объяснение установленных нами закономерностей можно сформулировать в следующем виде. Техногенно обусловленное ухудшение условий, необходимых для роста и функционирования поглощающих органов деревьев, а также прямое негативное влияние на них повышенной токсичности почвы обуславливают возникновение ответных адаптивных реакций, выражающихся в возраста-

нии количества (числа, размеров) поглощающих корней и эктомикориз. На анатомическом уровне данные реакции осуществляют оба партнера эктомикоризных ассоциаций, но примечательно, что при наибольших нагрузках чаще более выраженной является реакция грибоного симбионта. Этот вывод, с одной стороны, соотносится с высокой устойчивостью симбиотрофных макромицетов к воздействию тяжелых металлов (Willenborg et al., 1990; Wilkinson, Dickinson, 1995), а с другой — подтверждает фундаментальные представления об эктомикоризных ассоциациях, как об эффективном инструменте расширения адаптивных возможностей древесных растений. Наблюдаемые реакции грибоного компонента не противоречат также представлению об эктомикоризе, как об одном из частных приспособлений, приводящих к формированию явления корневого барьера на пути поступления ионов металлов из почвы в надземные части растений (Wilkinson, Dickinson, 1995; Leyval et al., 1997).

Работа выполнена при совместной поддержке РФФИ и правительства Свердловской области (проект № 01-04-96407).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абражко М.А. Закономерности распределения и фракционный состав биомассы подземных частей // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 109–117.
- Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.
- Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз хвойных на техногенное загрязнение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1999. 21 с.
- Веселкин Д.В. Длина поглощающих корней как индикатор состояния хвойных в условиях загрязнения тяжелыми металлами // Проблемы природокористования, сталого розвитку та техногенної безпеки: Матеріали Міжнарод. наук.-практ. конф., 24–17 жовтня 2001 року. Дніпропетровськ, 2001 а. С. 159–161.
- Веселкин Д.В. Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с конкуренцией древостоя // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001 б. С. 113–126.
- Веселкин Д.В. Распределение тонких корней хвойных деревьев по почвенному профилю в условиях загрязнения выбросами медеплавильного производства // Экология. 2002 а. № 4. С. 250–253.
- Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз сосны обыкновенной на газообразное загрязнение // Леса Урала и хозяйство в них. Вып. 22. Екатеринбург, 2002 б. С. 160–168.
- Веселкин Д.В. Строение и микоризация корней сеянцев ели и пихты при изменении почвенного субстрата // Лесоведение. 2002 в. № 3. С. 12–17.
- Воробейчик Е.Л.; Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Воробейчик Е.Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. № 4. С. 278–284.
- Горбунова Е.А., Терехова В.А. Тяжелые металлы как фактор стресса для грибов: проявление их действия на клеточном и организменном уровне // Микология и фитопатология. 1995. Т. 29. № 4. С. 63–69.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Г. Микроэлементы в почвах и растениях. Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 439 с.
- Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 322 с.
- Прокушкин С.Г., Стасова В.В., Каверзина Л.Н., Малинкова Е.А. Морфолого-анатомическая реакция корней листовницы Гмелина на гипотермию // Лесоведение. 2000. № 2. С. 14–22.
- Семенова Л.А. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесобразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 103–132.
- Ставрова Н.И. Влияние атмосферного загрязнения на возобновление хвойных пород // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 121–144.
- Черненко Т.В. Особенности прорастания семян сосны и ели при разной загрязненности почв тяжелыми металлами // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. М., 1987. С. 168–182.
- Швиденко А.З., Нильссон С., Столбовой В.С. и др. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России // Экология. 2000. № 6. С. 403–410.
- Шкараба Е.М., Переведенцева Л.Г., Мехоношин Л.Е. Консортивные связи лесных растений с грибами в условиях промышленного загрязнения // Экология. 1991. № 6. С. 12–17.
- Ярмишко В.Т. Особенности развития корневых систем сосны // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990. С. 84–94.
- Adams M.B., O'Neill E.G. Effects of ozone and acids deposition on carbon allocation and mycorrhizal colonization of *Pinus taeda* L. seedlings // Forest Sci. 1991. V. 37. № 5. P. 5–16.
- Dixon R.K. Response of ectomycorrhizal *Quercus rubra* to soil cadmium, nickel and lead // Soil. Biol. Biochem. 1988. V. 20. № 4. P. 555–559.
- Helmisaari H.-S., Makkonen K., Olsson M., Viksna A., Mälkönen E. Fine-root growth, mortality and heavy metal concentrations in limed and fertilized *Pinus silvestris* (L.) stands in the vicinity of a Cu-Ni smelter in SW Finland // Plant and Soil. 1999. V. 209. P. 193–200.
- Leyval C., Turnau K., Haselwandter K. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects // Mycorrhiza. 1997. V. 7. P. 139–153.
- Makkonen K., Helmisaari H.-S. Seasonal and yearly variations of fine-root biomass and necromass in a Scots pine

- (*Pinus sylvestris* L.) stand // For. Ecol. Man. 1998. V. 102. P. 283–290.
- Ohtonen R., Väre H., Markola A.M. et al. A review of forest soil biology under the influence of gaseous pollutants and CO₂ // Aquilo Ser. Bot. 1993. V. 32. P. 41–54.
- Qian X.M., Kottke I., Oberwinkler F. Activity of different ectomycorrhizal types studied by vital fluorescence // Plant and Soil. 1998. V. 199. P. 91–98.
- Reich P.B., Schoettle A.W., Stroo H.F. et al. Effects of O₃, SO₂ and acidic rain on mycorrhizal infection in northern red oak seedlings // Can. J. Bot. 1985. V. 63. № 11. P. 2049–2055.
- Stroo H.F., Reich P.B., Schoettle A.W., Amundson R.G. Effects of ozone and acid rain on white pine (*Pinus strobus*) seedlings in five soils. II. Mycorrhizal infection // Can. J. Bot. 1988. V. 66. № 8. P. 1510–1516.
- Wilkinson D.M., Dickinson N.M. Metal resistance in trees: the role of mycorrhizae // Oikos. 1995. V. 72. № 2. P. 298–300.
- Willenborg A., Schmitz D., Lelley J. Effects of environmental stress factors on ectomycorrhizal fungi in vitro // Can. J. Bot. 1990. V. 68. № 8. P. 1741–1746.