

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ  
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ГНТИ «БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ»  
ФЕДЕРАЛЬНАЯ ЦЕЛЕВАЯ ПРОГРАММА «ИНТЕГРАЦИЯ»

---

# СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ, ИСТОРИЧЕСКОЙ И ПРИКЛАДНОЙ ЭКОЛОГИИ

*Материалы конференции молодых ученых-экологов  
Уральского региона (21-24 апреля 1998)*



Издательство «Екатеринбург»

1998

## РАЗВИТИЕ ПИХТЫ НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА В ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ И ОБРАЗОВАНИЕ МИКОРИЗ

*Д.В.Веселкин*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*

Пихта (*Abies sibirica Ledeb.*), как и остальные хвойные растения, на протяжении практически всего своего жизненного цикла микотрофна, то есть образует симбиотические связи с микоризными грибами (Селиванов, 1981; Шубин, 1988). Этот симбиоз является необходимым как для растения, так и для грибов. На морфологическом уровне он проявляется в образовании специфических структур на сосущих корнях растений, - микориз.

В настоящее время одним из приоритетных направлений в исследовании микотрофности растений является изучение процессов микоризообразования в нарушенных экосистемах (Blaschke, 1986; Heyser et al., 1988; Mejstrik, 1989; Metzler, Oberwinkler, 1989). Есть основания полагать, что подобные исследования могут привести к пониманию некоторых механизмов устойчивости растений, в частности - древесных, в пессимальных условиях (Heyser et al., 1988; Kumpfert, Heyser, 1989; Mejstrik, 1989; Wilkinson, Dickinson, 1995).

В настоящей работе предпринята попытка рассмотреть особенности роста и развития пихты на ювенильной стадии в условиях интенсивного техногенного загрязнения в связи с успешностью развития микориз.

### Материал и методы

Сбор материала осуществлен в темнохвойных лесах южной тайги (Средний Урал), находящихся в зоне загрязнения аэропромвыбросами крупного медеплавильного предприятия. Пробные площади заложены в пихто-ельниках липняковых в средних и нижних частях пологих склонов, на серых лесных почвах на различном удалении от источника загрязнения (1 и 2 км - импактная зона, сильное загрязнение; 4,5 и 7 км - буферная зона, среднее загрязнение; 30 км - фоновая зона). Суммарное содержание тяжелых металлов в подстилках импактной зоны в 20—35 раз превышает содержание металлов на фоновой территории. Уровни накопления поллютантов в почвах, изменения почв и реакция растительности на загрязнение в данном районе рассмотрены в ряде публикаций (Воробейчик и др., 1994; Кайгородова, Воробейчик, 1996).

Двулетние особи пихты собраны с лесной подстилки с 4-5 площадок на каждом удалении, объем выборки - 60-80 особей на каждом удалении. Промеры растений осуществлены с точностью до 1 мм, разнооб-

разие микориз исследовано по раннее предложенному способу (Веселкин, 1997).

### Результаты

**Изменение параметров строения двулетних всходов пихты в градиенте загрязнения.** Длина побега, сформированного за два вегетационных периода, не зависит от расстояния до источника загрязнения, в отличие от биометрических характеристик корневых систем и параметров развития микориз (рис.1, 2). Длина главного корня у всходов в импактной зоне достоверно снижена и составляет 72% от фонового значения. С приближением к источнику выбросов повышается доля особей с формирующимися боковыми корнями первого порядка: в фоновой зоне доля таких особей составляет 16% от общего числа, в буферной - около 40%, в импактной - 81%. Поэтому, в среднем длина боковых корней в импактной зоне почти на порядок выше, чем в фоновых условиях, что приводит к формированию более протяженной корневой системы у всходов, растущих в условиях техногенной нагрузки.

Число микоризных окончаний, формирующихся на корнях одного растения, зависит, с одной стороны, от числа корневых окончаний, а с другой - от интенсивности их микоризации (интенсивность микоризации - доля преобразованных в микоризные корневых окончаний). В свою очередь, число корневых окончаний связано с общей длиной корней (значения коэффициентов корреляции между этими признаками в разных зонах техногенной нагрузки составляют 0,72 - 0,43 ) и возрастает на сильно загрязненных территориях (рис.2,а). Интенсивность микоризации от уровня загрязнения не зависит, оставаясь всегда на довольно высоком уровне (рис.2,б). В результате, на корнях одного растения в импактной зоне формируется в 2,5 раза больше микоризных окончаний, чем в фоновых условиях.

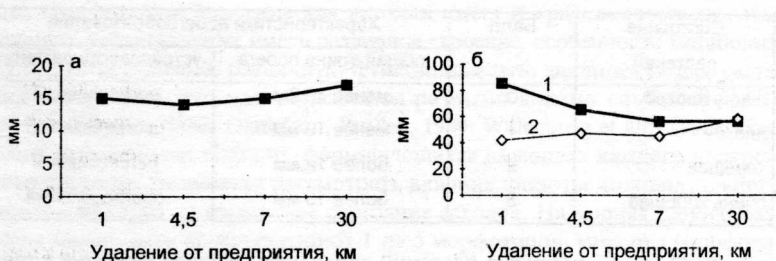


Рис. 1. Длина побега, сформированного за два вегетационных периода (а), и характеристики корневой системы (б) двулетних особей пихты на разном расстоянии от источника загрязнения. 1 — общая длина корней, 2 — длина главного корня.

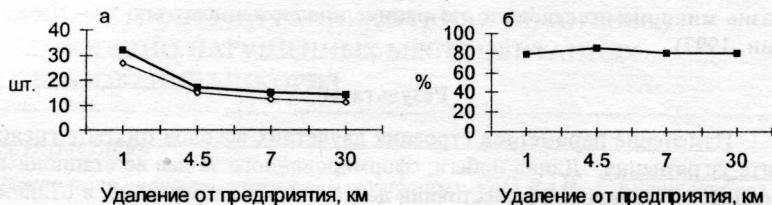


Рис. 2. Число корневых и микоризных окончаний (а) и интенсивность микоризации (б) у двулетних особей пихты на разном расстоянии от источника загрязнения. 1 — корневые, 2 — микоризные окончания.

Число корневых и микоризных окончаний в импактной зоне возрастает не только благодаря наращиванию длины корневой системы, но и из-за повышенной плотности расположения этих структурных образований на проводящих корнях, которая вблизи предприятия составляет 159-172% от фонового показателя.

Взаимосвязь между жизненным состоянием растений и развитием подземных органов. Жизненное состояние растений оценивалось по развитию побега, сформированного за два вегетационных периода, с помощью четырехбалльной шкалы (табл.1), в основу которой положена комбинация двух признаков: 1) длина побега - признак, характеризующий скорость роста и 2) соотношение длин побегов второго и первого периодов вегетации, которое характеризует устойчивость (прогрессивность или регрессивность) развития.

Таблица 1. Шкала оценки жизненного состояния двулетних особей пихты

Состояние растений	Балл	Характеристики побегообразования	
		общая длина побега	устойчивость развития
очень плохое	0	менее 10 мм	регрессивный
плохое	1	менее 10 мм	прогрессивный
хорошее	2	более 10 мм	регрессивный
очень хорошее	3	более 10 мм	прогрессивный

Для хорошо развитых растений характерно лучшее развитие корневой системы и всасывающего аппарата, однако в ряде случаев это проявляется только на уровне тенденции (табл. 2). Во всех зонах техногенной нагрузки, из приведенных характеристик, лишь в отношении числа микоризных окончаний эта зависимость достоверна (в отношении числа кор-

невых окончаний получены аналогичные результаты). Общая протяженность корневой системы у хорошо развитых растений только в импактной зоне достоверно (почти в 2 раза) больше, чем у угнетенных. У угнетенных всходов, произрастающих вблизи предприятия, очень существенно снижена интенсивность микоризации; в меньшей степени это проявляется и в буферной зоне.

**Таблица 2.** Характеристики подземных органов двулетних особей пихты в зависимости от жизненного состояния особи в разных зонах техногенной нагрузки

Характеристики	Зона нагрузки	Жизненное состояние, балл			
		0	1	2	3
общая длина корней, мм	и <sup>1</sup>	67,5 ± 14,8*	60,4 ± 12,3*	97,6 ± 9,8	131,5 ± 14,2
	б	60,5 ± 7,2	63,9 ± 5,2	57,1 ± 3,0*	76,0 ± 5,1
	ф	-	54,5 ± 11,5	58,5 ± 6,4	67,9 ± 8,1
число микоризных окончаний, шт.	и	13,1 ± 4,5*	20,7 ± 3,7*	30,7 ± 2,9	38,2 ± 4,3
	б	12,1 ± 1,8*	12,0 ± 1,3*	13,4 ± 0,7*	19,4 ± 1,3
	ф	-	9,0 ± 2,0*	9,2 ± 1,0*	14,3 ± 1,3
Интенсивность микоризации, %	и	54,8 ± 5,8*	76,6 ± 4,8	86,9 ± 3,8	83,3 ± 5,5
	б	75,8 ± 4,0*	79,2 ± 2,9*	82,5 ± 1,7	87,2 ± 2,8
	ф	-	74,0 ± 11,3	74,4 ± 6,1	89,9 ± 7,5

1 — зоны техногенной нагрузки: и — импактная, б — буферная, ф — фоновая;

\* — достоверное ( $p < 0,05$ ) отличие показателя от показателя для очень хорошо развитых особей.

Кроме общих, суммарных характеристик процесса микоризообразования, определенное значение для всходов имеет и «разнокачественность» микориз, которые могут иметь различное строение, особенности метаболизма и, соответственно, различную функциональную значимость для растений в силу того, что они образованы разными видами симбиотрофных грибов (Шубин, 1988; Danielson, Pruden, 1989; Willenborg et al., 1990). Изучение разнообразия микориз, формирующихся на корнях каждого конкретного растения, позволило рассмотреть влияние широты индивидуального спектра микориз на жизненное состояние всходов. На корнях одного растения может быть представлено от 1 до 5 морфотипов микориз (морфотипы микориз - это группы однородных по внешнему строению микориз). В условиях фоновой и буферной зон лучшее развитие всходов сопряжено с повышенным разнообразием морфотипов микориз, сформированных на корнях данной особи (рис.3). В этих условиях всходы, на корнях которых

представлено более двух морфотипов микориз, имеют побег на 40-60% более длинный, чем всходы с одним морфотипом микориз. В импактной зоне, всходы, имеющие один морфотип, не отличаются по жизненному состоянию от растений с широким набором морфотипов микориз.



Рис. 3. Зависимость длины побега, сформированного за два года, от числа морфотипов микориз, зарегистрированных на корнях одного растения в разных зонах техногенной нагрузки. 1 — 1 морфотип, 2 — 2 морфотипа, 3 — 3 и более морфотипов микориз

### Обсуждение результатов

Прежде, чем обсуждать собственно полученные результаты, рассмотрим, как изменяются условия обитания для всходов пихты при сильном загрязнении. Прямых исследований в этом направлении не проводилось. Одним из ярко выраженных последствий техногенного загрязнения в исследуемом районе является накопление толстого слоя лесной подстилки (Воробейчик и др., 1994; Воробейчик 1995). Этот субстрат, вероятно, неблагоприятен для роста всходов, так как он подвержен большим колебаниям влажности, токсичен и обеднен доступными формами биогенных элементов (Воробейчик и др., 1994). В наземной сфере, где основным лимитирующим фактором для всходов является свет, при загрязнении складываются более благоприятные условия, по сравнению с фоновыми сообществами, - в силу разрушения древесного яруса и почти полного отсутствия затеняющих почву лесных растений (Воробейчик и др., 1994). В целом, по нашему мнению, условия для роста и развития всходов в импактной зоне изменяются в худшую сторону, по сравнению с ненарушенными сообществами. Предположению о преимущественно негативном влиянии на всходы эдафических факторов, соответствуют приведенные результаты, показывающие, что строение подземных органов в условиях загрязнения изменяется больше, чем надземных.

В импактной зоне часто отмечено повреждение апикальной меристемы главного корня всходов (почернение, отмирание), происходящее, вероятно, из-за токсического действия поллютантов (Tischner et al., 1983; Blaschke, 1986; Ильин, 1991). С этим обстоятельством может быть связано как уменьшение длины главного корня, так и сильное развитие боковых корней (Окишев, 1978; Ставрова, 1990). Характерно, что и в фоновых условиях боковые корни у пихточек присутствовали только в том случае, если главный корень был поврежден. Отметим, что в литературе встречаются и несколько иные объяснения факту наращивания длины корней под влиянием загрязняющих веществ (Ставрова, 1990; Ильин, 1991).

Известно, что эффективность работы корневых систем древесных растений в неблагоприятных условиях ниже, чем в оптимальных, что часто определяет формирование большой массы всасывающих корней в неблагоприятных условиях (Орлов, Кошельков, 1971; Абражко, 1973; Абражко, Абражко, 1996). Поэтому лучшее развитие подземных органов в условиях загрязнения можно рассматривать как реакцию на общую пессимизацию эдафических условий, направленную на преодоление повреждающих (или снижающих эффективность функционирования корней) внешних воздействий, обусловленных техногенными факторами.

Вполне ожидаемыми явились результаты, свидетельствующие о положительной корреляции между жизненным состоянием всходов и развитием их подземных органов, так как данный вывод отражает простые аллометрические зависимости между частями одного организма и демонстрировался неоднократно (Valdes, 1985; Last et al., 1989). Можно указать лишь на то существенное обстоятельство, что именно в импактной и буферной зонах эта связь прослеживается наиболее ясно, что, по нашему мнению, свидетельствует и о большей функциональной нагрузке на всасывающий аппарат всходов в этих зонах.

Несмотря на отсутствие какой-либо динамики такого показателя как интенсивность микоризной инфекции в градиенте загрязнения, вблизи предприятия у части особей с плохим жизненным состоянием интенсивность микоризации резко понижена. Можно считать, что в этих условиях определенная доля особей пихты оказывается в условиях, когда формирование микориз на сосущих корнях затруднено и протекает не столь эффективно, как обычно. Таким образом, интенсивность микоризации сосущих корней в условиях загрязнения является одной из существенных характеристик, определяющей успешность развития всходов.

Причинами лучшего развития всходов, имеющих несколько морфотипов микориз в условиях фонового и среднего загрязнения, может быть эффективное функционирование разных типов микориз в разных диапазонах температуры, влажности и других факторов (Шубин, 1988). Можно поэтому предполагать, что всходы, имеющие несколько различных микориз, оказываются лучше обеспечены минеральными элементами, чем те, на корнях которых представлен только один тип микориз. В условиях, резко неблагоприятных для функционирования всасывающего аппарата растений, специфические особенности, характерные для микориз разного строения, по всей видимости, утрачиваются; решающее значение приобретает сам факт формирования микориз - неважно, каких конкретно.

Таким образом, во-первых, в условиях интенсивного азротехногенного загрязнения у двулетних особей пихты не наблюдается угнетения ростовых процессов в надземной сфере, а подземные органы (корневые системы и микоризы) развиваются лучшими темпами; во-вторых, при любом уровне загрязнения атрибутом успешного развития всходов является хорошо развитый всасывающий аппарат. Кроме того, есть основания

предполагать, что при произрастании на ненарушенных и на загрязненных территориях наиболее существенными, ключевыми для развития всходов оказываются параметры, характеризующие процесс микоризообразования с различных сторон.

В целом, по нашему мнению, охарактеризованные изменения в строении подземных органов всходов в условиях загрязнения, с одной стороны, вызваны техногенной нагрузкой, а с другой, - отражают реакции, направленные на приспособление к существованию в данных условиях. Необходимо учитывать, что в рассмотренном нами случае и испытывают внешнее негативное воздействие и, соответственно, осуществляют адаптивные реакции как растения, так и их микоризные партнеры, находящиеся в симбиотическом взаимодействии.

### ЛИТЕРАТУРА

- Абражко В.И., Абражко М.А. К характеристике роста всходов ели (*Picea abies*, Pinaceae) в коренных сообществах южной тайги // Бот.журн. 1996. Т.81. №3. С.101-108.
- Абражко М.А. Закономерности распределения и фракционный состав биомассы подземных частей // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С.109-117.
- Веселкин Д.В. Разнообразие микориз темнохвойных видов при загрязнении // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Екатеринбург, 1997. С.45 -51.
- Воробейчик Е.Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. №4. С.278-284.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарофонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных изменений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва-растение. Новосибирск: Наука, 1991. 149 с.
- Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л. Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. №3. С.187 -193.
- Окишев Б.Ф. К сравнительной экологической характеристике ели и пихты // Экология хвойных. Уфа, 1978. С.22-50.
- Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 322 с.
- Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Ставрова Н.И. Влияние атмосферного загрязнения на возобновление хвойных пород // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 121-144.
- Шубин В.И. Микоризные грибы Северо-Запада Европейской части СССР.

- (Экологическая характеристика). Петрозаводск, 1988. 214 с.
- Blaschke H. Einfluss von saurer Beregnung und Kalkung auf die Biomasse und Mykorrhisierung der Feinwurzel // Forstwiss. Cbl. 1986. Bd.105. S.324-329.
- Danielson R.M., Pruden M. The ectomycorrhizal status of urban spruce // Mycologia. 1989. V.81. а3. P.335-341.
- Heyser W., Iken J., Meyer F.H. Baumschaden und Mycotrophie // Allg. Forstz. 1988. Bd.42. 243. S.1174-1175.
- Kumpfert W., Heyser W. Zinc accumulation in beechmycorrhizae - a mechanism of zinc tolerance ? // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto - and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. P.279 -283.
- Last F.T., Wilson J., Mason P.A. Numbers of mycorrhizas and the growth of *Picea sitchensis* - what is the relationship ? // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto - and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. P. 293 - 298.
- Mejstrik V. Ectomycorrhizas and forest decline // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto - and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. P.325-338.
- Metzler B., Obervinkler F. *Pinus sylvestris* mycorrhizae and their reaction to acidity in vitro - aspects of bioindication // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto - and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. P.339-342.
- Tischner R., Keiser U., Hüttermann A. Untersuchungen zum Einfluss von Aluminium-Ionen auf das Wachstum von Fichtenkeimlingen in Abhängigkeit von pH-Wert // Forstwiss. Cbl. 1983. Bd.102.S.329-336.
- Valdes M. Survival and growth of pines with specific ectomycorrhizae after 3 years on a highly eroded site // Can. J. Bot. 1985. V.64. а4. P.885-888.
- Wilkinson D.M., Dickinson N.M. Metal resistance in trees: the role of mycorrhizae / *Oikos*. 1995. V.72. а2. P.298-300.
- Willenborg A., Schmits D., Lelley J. Effects of environmental stress in factor on ectomycorrhizal fungi in vitro // Can. J.Bot.1990. V.68. 78. P.1741-1746.

## ОСТАТКИ БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ ИЗ ПЕЩЕР СРЕДНЕГО УРАЛА

---

**А.А.Воробьев**

*Институт экологии растений и животных, г. Екатеринбург*

На Среднем Урале известно немало местонахождений остатков большого пещерного медведя. Часть из них содержит большое количество костей этого вида. Однако до сих пор не проведено анализа морфометрии скелета пещерного медведя, и не изучена тафономия местонахожде-