

Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов

Д. В. ВЕСЕЛКИН

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

АННОТАЦИЯ

Установлены общие и специфические, определяемые химическим составом промышленных выбросов особенности реакций эктомикориз сосны обыкновенной на техногенное загрязнение. Разнообразие грибных чехлов в окрестностях предприятий с разным типом воздействия на окружающую среду изменяется по единой схеме. Поперечные размеры микоризных окончаний (грибных чехлов и корней растений) в условиях загрязнения полиметаллической пылью увеличиваются, а под воздействием газообразных веществ (SO_2 , CO, NO_x) – уменьшаются.

ВВЕДЕНИЕ

Техногенное изменение эдафических условий и, соответственно, процессов минерального питания растений рассматривается в качестве одной из ведущих причин деградации лесов в окрестностях промышленных предприятий [1, 2]. Поскольку у деревьев физиологически активная часть корневой системы, осуществляющая непосредственное поглощение минеральных элементов, представлена эктомикоризами, следует ожидать, что именно они в первую очередь сталкиваются с техногенно обусловленными неблагоприятными почвенными факторами, и изменение их состояния (а не, например, скелетных корней) наиболее скажется на режиме минерального питания растений в условиях техногенных воздействий.

По опубликованным данным, реакция эктомикоризных симбиозов на различные техногенные вмешательства негативная – микоризообразование или ослабляется, или сильно подавляется [3–8]. В наших исследованиях в условиях загрязнения естественных экосистем тяжелыми металлами в комплек-

се с SO_2 эктомикоризы темнохвойных продемонстрировали высокую технолентантность и признаки лучшего развития на нарушенных территориях по морфологическим и анатомическим параметрам [9–11]. Мы предположили, что противоречие между некоторыми наблюдаемыми фактами может объясняться специфическим характером реакции эктомикоризных ассоциаций на техногенное загрязнение различных типов. Для проверки правомерности этой гипотезы были предприняты специальные исследования, часть результатов которых излагается в настоящей статье.

Цель работы – сравнение реакции эктомикориз сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на техногенное загрязнение двух различных типов: 1) эмиссии тяжелых металлов в комплексе с сернистым ангидридом и 2) эмиссии газообразных поллютантов без тяжелых металлов.

РАЙОНЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы проведены в искусственных дровостоях сосны обыкновенной в схожих кли-

Структура выбросов предприятий, т/год, в скобках – %

Ингредиенты	СУМЗ		ПКЗ*
	по [12]	по [15]	
SO ₂	134 088 (94,86)	72 321 (91,90)	2088 (45,29)
HF и твердые фториды	1016 (0,72)	868 (1,10)	31 (0,67)
CO	204 (0,14)	–	1244 (26,98)
NO _x	476 (0,34)	438 (0,56)	1150 (24,95)
Cu	2610 (1,85)	2283 (2,90)	–
Zn	1754 (1,24)	1622 (2,06)	5 (0,11)
As	639 (0,45)	608 (0,77)	–
Pb	563 (0,40)	556 (0,71)	4 (0,09)
Fe	–	–	88 (1,91)

*По данным Комитета по природным ресурсам, экологии и сельскому хозяйству МУП г. Полевской за 1999–2000 гг.

матических и почвенных условиях Чусовского предгорно-низкогорного округа Среднего Урала в зонах влияния выбросов двух крупных промышленных предприятий: Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) г. Ревда и Полевского криолитового завода (ПКЗ), г. Полевской. В выбросах ПКЗ в отличие от СУМЗа отсутствуют высокотоксичные металлы, а доля CO и оксидов азота в общей структуре существенно выше (табл. 1). СУМЗ оказывает более масштабное влияние на прилегающие экосистемы, так как общий объем его выбросов на порядок превышает объем выбросов ПКЗ.

Изменения почв, растительности и других компонентов экосистем в двух исследуемых техногенных градиентах описаны в большом числе публикаций (СУМЗ – [12–15], ПКЗ – [16–18]). Ниже приводится краткая характеристика пробных площадей и основных техногенных нарушений экосистем на основании литературных и собственных данных.

В районе влияния выбросов СУМЗа заложено шесть пробных площадей в северном и западном направлениях от завода в импактной (4 км), буферной (8–12 км) и фоновой (18–20 км) зонах воздействия. Исследованные насаждения относятся к зеленомошной группе типов леса, их возраст – 25–35 лет, почвы – дерново-подзолистые с различной степенью оподзоливания. Вблизи предприятия содержание кислоторастворимых форм Cu в подстилке выше фонового в 26 раз, Pb – в 11 раз, Cd – в 3 раза. Регистрируются техногенное подкисление почв и ярко выражен-

ное замедление деструкции растительного опада. Общий запас древостоев снижается с 226–300 м³/га на фоновых территориях до 31–139 м³/га на нарушенных, при этом класс бонитета изменяется с I–II до III–IV. В условиях загрязнения корни сосны отсутствуют в лесной подстилке, а зачастую и в верхней части минеральных горизонтов почвы. Богатство видов травяно-кустарничкового яруса снижается с 22–27 до 4–17 видов на площадь.

В районе влияния выбросов ПКЗ заложено 12 пробных площадей в восточном и юго-восточном направлениях от завода в импактной (1,7–2,7 км), буферной (3,5–6 км) и фоновой (20–30 км) зонах воздействия. Тип леса – сосняк ягодниковый, возраст – 29–45 лет, почвы – дерново-подзолистые. Вблизи предприятия содержание фтора в различных компонентах экосистем превышает фоновый уровень на 2–3 порядка, подкисления почвы не наблюдается. Общий запас древостоев снижается с 233–300 м³/га на фоновых территориях до 110–128 м³/га на нарушенных, класс бонитета изменяется с I–II до III. Освоение корнями подстилки не зависит от степени техногенной нарушенности местообитания. Богатство видов травяно-кустарничкового яруса снижается с 35–51 до 13–25 видов на площадь.

Корни и эктомикоризы в градиенте загрязнения СУМЗа отобраны в 1996 г., в градиенте ПКЗ – в 2001 г. в конце вегетационного сезона из верхних 5–7 см минеральной части почвы (гумусово-аккумулятивный го-

ризонт). Образцы фиксировали в 4%-м формалине. Поперечные срезы микоризных окончаний (около 1800 срезов) толщиной 10 мкм просматривали и измеряли в глицерине без окрашивания. У каждого окончания фиксировали или рассчитывали следующие параметры: наличие грибного чехла; его подтип (по [19]); общий радиус окончания; толщину чехла; радиус корня растения в микоризном окончании; долю чехла в общем объеме микоризного окончания. Фиксировали встречаемость или отсутствие в наружных слоях экзодермы танниновых клеток – уплотненных клеток с темноокрашенным содержимым.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Успешность микоризообразования в обоих рассматриваемых градиентах не зависит от уровня техногенной нагрузки. Значения интенсивности микоризации поглощающих корней составляют в градиенте СУМЗа в ненарушенных условиях 83–92 %, при умеренном воздействии – 82–91 %, при сильном – 90 %; в окрестностях ПКЗ – соответственно 91–97, 89–93 и 84–94 %.

В отсутствие техногенных воздействий микоризы имеют типичную для рода *Pinus* морфологию с преобладанием дихотомически ветвящихся форм (вилочки, коралловидные), которая под влиянием газообразных

поллютантов (ПКЗ) не претерпевает заметного изменения. При сильном загрязнении тяжелыми металлами дважды и более раз дихотомически ветвящиеся микоризы полностью исчезают, а большая их часть оказывается представлена простыми булавовидными окончаниями.

Внутреннее строение эктомикориз остается во всех случаях типичным для эумицетных хальмофаговых эктомикориз, но размерные и качественные признаки микоризных окончаний значительно варьируют в зависимости от условий произрастания.

Разнообразие грибных чехлов в рассматриваемых рядах условий изменяется (табл. 2). В районе эмиссий тяжелых металлов заметно (в 1,7–2,3 раза) снижается богатство наборов грибных подтипов и их разнообразие – в 1,2–1,4 раза, судя по значениям индекса разнообразия Шеннона. Под влиянием газообразных поллютантов отмечается только незначительное снижение значений индекса Шеннона на наиболее близких к предприятию площадях.

Суммарная доля чехлов со сложной структурой, псевдопаренхиматических и двойных, в градиенте загрязнения СУМЗа снижается по мере роста уровня загрязнения в 3,1–5,4 раза, а обилие бесструктурных чехлов, не дифференцированных на различимые клеточные элементы, возрастает более чем в

Т а б л и ц а 2

Изменение разнообразия эктомикоризных чехлов в техногенных градиентах

Параметр	Предприятия и зоны техногенной нагрузки					
	СУМЗ			ПКЗ		
	ф ¹	б	и	ф	б	и
Богатство подтипов, шт. на площадь	6–8	5–7	4	5–9	5–8	5–8
Индекс богатства Маргалефа	1,09–1,52	0,87–1,30	0,65	0,88–1,75	0,88–1,56	0,91–1,55
Индекс разнообразия Шеннона	1,19–1,41	1,13–1,37	0,99	1,45–1,97	1,39–1,59	1,15–1,35
Доля плектенхиматических чехлов, %	46,0–63,8	51,2–55,9	49,4	27,2–36,1	15,1–46,7	40,2–63,0
Доля псевдопаренхиматических ² чехлов, %	36,2–54,0	30,5–41,5	10,6	44,6–51,6	35,6–54,8	19,5–23,2
Доля бесструктурных чехлов, %	0–7,1	7,3–13,6	40,0	12,4–28,3	17,8–30,1	16,3–40,3

¹Зоны техногенной нагрузки: ф – фоновая, б – буферная, и – импактная.

²Псевдопаренхиматические и двойные чехлы.

4 раза. В районе влияния выбросов криолитового завода обнаруживается похожая тенденция, но различия показателей между фоновыми и нарушенными площадями не столь велики. Значимость псевдопаренхиматических чехлов вблизи предприятия снижается в 1,9–2,7 раза. Обилие бесструктурных чехлов в окрестностях ПКЗ сопоставимо с их обилием в ненарушенных сообществах, а доля микориз с плектенхиматическими чехлами в условиях загрязнения больше, чем в фоновых условиях.

При анализе параметров разнообразия грибных чехлов основным эффектом, который можно приписать влиянию техногенных воздействий, является более или менее выраженное снижение разнообразия наборов грибных эктомикоризных чехлов и уменьшение обилия псевдопаренхиматических чехлов при возрастании встречаемости бесструктурных или плектенхиматических. Эти реакции ярче выражены в районе сочетанных эмиссий тяжелых металлов и SO₂, по сравнению с районом влияния только газообразных промышленных выбросов.

Размерные параметры эктомикоризных окончаний изменяются в двух рассматриваемых техногенных градиентах противоположным образом (табл. 3). В районе воздействия выбросов медеплавильного завода общий ра-

диус микоризных окончаний возрастает и достигает при наибольшем загрязнении 112 % от фонового показателя. Это обусловлено в основном увеличением размеров корней, входящих в состав эктомикориз. В районе влияния выбросов криолитового завода общие поперечные размеры эктомикориз и средний радиус корня в их составе, наоборот, уменьшаются, составляя соответственно 87 и 89 % от фоновых величин. Средняя толщина всей совокупности грибных чехлов в условиях загрязнения тяжелыми металлами не изменяется, а под влиянием газообразных поллютантов уменьшается, причем даже в большей степени, чем радиус корня (на 22 % по сравнению с фоном), при этом снижается и средняя доля грибного симбионта в общем объеме микоризных окончаний.

Выше охарактеризована динамика средних значений признаков, определенных на всей совокупности микориз. Учитывая, что многие признаки строения эктомикоризных окончаний (в частности толщина чехла) зависят от типа его анатомического сложения [20], мы проанализировали динамику некоторых признаков отдельно для групп микориз с чехлами плектен- и псевдопаренхиматического (объединяя собственно псевдопаренхиматические и двойные чехлы), а также бесструктурного сложения (табл. 4). Наиболее

Т а б л и ц а 3

Изменение общих размерных и качественных параметров эктомикоризных окончаний в техногенных градиентах

Параметр	Зона техногенной нагрузки		
	фоновая	буферная	импактная
<i>Район влияния выбросов СУМЗа</i>			
Общий радиус, мкм	170,6 ± 2,6	166,7 ± 3,2	191,9 ± 4,2***
Радиус корня, мкм	153,6 ± 2,5	150,5 ± 3,1	173,2 ± 4,1***
Толщина чехла, мкм	18,1 ± 0,5	17,5 ± 0,6	18,9 ± 0,8
Доля объема чехла, %	20,1 ± 0,6	19,8 ± 0,7	19,8 ± 0,9
Встречаемость танниновых клеток, %	55,18	70,78*	57,95
Число слоев танниновых клеток, шт.	0,76 ± 0,06	0,95 ± 0,07	0,81 ± 0,09
<i>Район влияния выбросов ПКЗ</i>			
Общий радиус, мкм	189,9 ± 2,3	188,2 ± 2,4	166,0 ± 2,0***
Радиус корня, мкм	167,3 ± 2,7	166,9 ± 2,1	149,3 ± 1,7***
Толщина чехла, мкм	24,0 ± 0,7	23,5 ± 0,6	18,8 ± 0,6***
Доля объема чехла, %	22,9 ± 0,5	22,9 ± 0,5	20,5 ± 0,8**
Встречаемость танниновых клеток, %	94,61	97,87	96,09
Число слоев танниновых клеток, шт.	1,37 ± 0,05	1,54 ± 0,06	1,52 ± 0,06*

П р и м е ч а н и е. Значимость различий с фоновыми показателями: * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001.

Изменение размерных и качественных параметров эктомикоризных окончаний с разными типами сложения грибного чехла в техногенных градиентах

Предпри- ятие	Тип сложения чехла и зона нагрузки								
	плектенхиматический			псевдопаренхиматический ²			бесструктурный		
	ф ¹	б	и	ф	б	и	ф	б	и
	<i>Радиус корня, мкм</i>								
СУМЗ	154,0	149,8	170,2**	153,6	156,0	155,5	144,7	134,3	181,7
ПКЗ	166,4	170,5	150,9***	174,9	173,2	155,9**	156,7	149,7	140,2**
	<i>Толщина чехла, мкм</i>								
СУМЗ	14,4	14,5	19,3***	23,3	22,7	28,8*	12,9	13,9	15,8
ПКЗ	20,7	22,2	19,2	31,1	28,2	26,7**	13,2	15,2	11,4
	<i>Доля объема чехла, %</i>								
СУМЗ	16,6	17,1	20,3*	25,0	24,3	29,6*	16,2	17,6	16,5
ПКЗ	20,6	21,4	20,7	27,9	26,4	27,0	15,2	17,5*	15,1
	<i>Встречаемость танниновых клеток, %</i>								
СУМЗ	77,31	77,64	64,70	22,22	66,67***	22,22	66,67	47,06	58,62
ПКЗ	97,67	96,10	96,03	91,91	97,61	92,59	100,00	100,00	98,63
	<i>Среднее число слоев танниновых клеток, шт.</i>								
СУМЗ	1,14	1,24	0,77**	0,20	0,59***	0,17	0,72	0,53	1,22
ПКЗ	1,39	1,62	1,35	1,02	1,12	1,09	1,91	1,84	1,84

П р и м е ч а н и я. Значимость различий с фоновыми показателями: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. ¹Зоны техногенной нагрузки: ф - фоновая, б - буферная, и - импактная. ²Псевдопаренхиматические и двойные чехлы.

интересно проследить, как меняется в зависимости от степени нарушенности исходных условий толщина грибных чехлов.

Оказалось, что в зоне влияния выбросов СУМЗа толщина чехлов всех типов сложения возрастает: плектенхиматических - на треть по сравнению с фоном (на 34 %), псевдопаренхиматических - на 24 %, бесструктурных - на 22 %. Во всем изученном диапазоне условий наименьшую толщину демонстрируют бесструктурные чехлы, плектенхиматические занимают промежуточное положение, а псевдопаренхиматические являются самыми развитыми.

Очевидно, что неизменность средней толщины всей совокупности чехлов в токсическом градиенте обусловлена двумя различными, одновременно идущими процессами: во-первых, изменением относительной частоты встречаемости групп микориз с чехлами разного сложения и, во-вторых, изменением толщины чехлов в пределах каждой группы. Обилие наиболее мощных псевдопаренхиматических чехлов вблизи предприятия умень-

шается, но толщина преобладающих плектенхиматических и бесструктурных чехлов по сравнению с их толщиной в ненарушенных условиях возрастает. В результате средняя толщина оказывается примерно константной.

Ситуация с развитием грибных чехлов в зоне выбросов газообразных поллютантов чем-то напоминает описанную выше, но с обратным знаком. Здесь достоверно снижается (на 14 % от фоновой величины) только толщина псевдопаренхиматических чехлов. Поэтому можно предполагать, что на динамику средней толщины всей совокупности чехлов также влияет изменение соотношения чехлов разного сложения в пользу преобладания на нарушенных территориях микориз с наименее развитыми плектенхиматическими и бесструктурными подтипами.

Встречаемость микориз с отмершими танниновыми клетками в районе криолитового завода выше, чем на площадях, подверженных воздействию выбросов медеплавильного комбината, но в обоих токсических градиентах данный признак закономерно не изменя-

ется в зависимости от степени нарушенности территорий. Необходимо отметить, что среднее число слоев танниновых клеток на площадях, испытывающих влияние газообразных поллютантов, несколько возрастает по сравнению с фоновыми величинами, что обусловлено в первую очередь изменением соотношения основных групп чехлов в градиенте загрязнения.

ОБСУЖДЕНИЕ

В обоих исследованных случаях эктомикоризы сосны оказались устойчивыми к химическому загрязнению, поскольку их успешное формирование зарегистрировано при наибольших изученных уровнях загрязнения экосистем. Таким образом, наши исследования не подтверждают высокую чувствительность эктомикоризных ассоциаций к техногенным воздействиям. Особенности строения микориз на нарушенных территориях касаются в основном "тонких" анатомических признаков. Тем не менее тот факт, что алгоритмы преобразования строения эктомикориз под воздействием промышленных выбросов разной химической природы имеют как схожие, так и противоположные черты, представляет, по нашему мнению, большой интерес.

Общие для разных типов техногенного воздействия реакции. В обоих техногенных градиентах примерно по одной схеме изменяется соотношение микориз с чехлами разных типов сложения. Наши наблюдения согласуются с существующими литературными данными по этому вопросу [6], и можно предполагать, что уменьшение относительного обилия хорошо структурированных псевдопаренхиматических и двойных чехлов при соответствующем возрастании доли микориз с бесструктурными и плектенхиматическими чехлами в условиях промышленного пресса является более или менее общей закономерностью.

Бесструктурные чехлы, скорее всего, менее активны по сравнению другими, так как считаются характерными для финальных этапов онтогенеза микориз [20, 21]. Поэтому возрастание в условиях техногенных нагрузок относительного обилия микориз с бесструктурными чехлами предположительно мож-

но оценивать как негативную реакцию, сопряженную со снижением общего уровня поглощающей активности микориз. Изменение представленности чехлов разного строения в рассмотренных градиентах сказывается и на техногенной динамике размерных и качественных признаков эктомикоризных окончаний, причем в первом случае сильнее, во втором – слабее. Это дает основания рассматривать изменение параметров разнообразия эктомикориз в качестве реакций, имеющих функциональное значение.

Специфические для разных типов техногенного воздействия реакции связаны в первую очередь с динамикой размерных параметров. Если в условиях загрязнения пылью тяжелых металлов и SO_2 у сосны происходит наращивание объема микоризных окончаний, то под воздействием комплекса только газообразных веществ (SO_2 , CO , NO_x) установлено снижение их поперечных размеров.

Наблюдаемое при эмиссиях тяжелых металлов утолщение грибных чехлов в пределах групп микориз с одинаковым типом сложения чехла, по нашему мнению, обусловлено в большей или меньшей степени физиологическими механизмами и связано с изменением взаимоотношений симбионтов или с изменением объемов потоков веществ между ними. Поэтому, несмотря на неизменность средней толщины всех чехлов, правомерно считать, что под влиянием тяжелых металлов происходит наращивание объема грибного компонента эктомикориз. Сходные реакции утолщения чехлов на уровнях групп микориз с чехлами одинакового сложения и всей совокупности микориз установлены ранее в данном токсическом градиенте у ели (*Picea obovata* Ldb.) и пихты (*Abies sibirica* Ldb.), а у последней – в разных возрастных состояниях и в разных генетических горизонтах почвы [10]. Таким образом, техногенно обусловленное увеличение мощности грибных чехлов под влиянием эмиссий тяжелых металлов (по меньшей мере в исследуемом токсическом градиенте) – общая реакция для эктомикориз всех изученных растений.

Как у сосны, так и у темнохвойных наряду с утолщением чехлов на загрязненных полиметаллической пылью территориях фиксируется возрастание размеров корней, вхо-

дящих в состав микориз. Это свидетельствует об общности реакций наращивания объема, осуществляемых растительным и грибным симбионтом в условиях загрязнения данного типа. Но размеры чехла увеличиваются в большей степени, чем размеры корня, в результате чего на наиболее загрязненных площадях вклад гриба в формирование общего объема поглощающих подземных органов увеличивается. У сосны эта реакция отчетливо прослеживается только в пределах групп микориз с чехлами одного типа сложения. Для плектен- и псевдопаренхиматических, а также бесструктурных чехлов относительный объем гриба в микоризном окончании увеличивается в условиях загрязнения соответственно на 34, 24 и 22 % по сравнению с фоновыми величинами. У темнохвойных возрастание в среднем составляет 11–23 %.

Увеличение объема эктомикоризных окончаний на загрязненных металлами территориях может иметь адаптивное значение по-

добно тому, как это установлено во многих сравнительных исследованиях корневых систем древесных в оптимальных и неблагоприятных условиях [22–25]. Заметим, что пессимизация эдафических условий в районе влияния выбросов медеплавильного завода выражается не только в возрастании токсичности почвы, но и в выщелачивании из нее обменных оснований, замедлении скорости деструкции растительного опада, в конечном счете – в снижении почвенного плодородия [14]. Гипотетический механизм прямого и непрямого влияния на эктомикоризные симбиозы ионов тяжелых металлов, накапливающихся в почве, представлен на схеме (см. рисунок).

Учитывая, что утолщение – один из известных симптомов токсического действия ионов меди на корни растений [26], возрастание поперечных размеров корня в составе микориз может и не иметь адаптивного значения, являясь результатом токсического повреждения растительных тканей. Поэтому



Гипотетические механизмы прямого и непрямого влияния промышленных поллютантов на эктомикоризные симбиозы.

опережающее увеличение объема гриба при возрастании уровня техногенного загрязнения следует интерпретировать как свидетельство более высокой устойчивости и непропорционально большей функциональной нагрузки, лежащей на грибной компонент в процессе приспособления системы "гриб-растение" к существованию в новых техногенно трансформированных биотопах. Это утверждение вполне согласуется с высокой устойчивостью симбиотрофных макромицетов к воздействию ионов тяжелых металлов [27, 28] и соответствует представлению об эктомикоризах как об одном из компонентов корневого барьера на пути поступления токсикантов из почвы в надземные части растений [28, 29].

Под влиянием газообразных поллютантов развитие гриба в микоризах сосны подавляется. Нами установлено незначительное снижение мощности чехлов и их относительно объема на ближайших к предприятию площадях, обусловливаемое в основном не физиологическими перестройками, а изменением представленности групп микориз с чехлами разного сложения в техногенном градиенте. Более выраженное уменьшение толщины микоризных чехлов описано у сосны и березы под влиянием сходных по структуре выбросов завода по производству моющих средств [6], что свидетельствует об адекватности установленных нами реакций. Повреждение микориз в условиях влияния газообразных поллютантов, фиксируемое по другим параметрам, хорошо известно [3-5, 7].

Охтоненом с соавторами [7] для объяснения эффектов повреждения микориз под влиянием газообразных промышленных веществ предложен следующий механизм. NO_x , SO_2 , O_3 , повреждая надземные фотосинтезирующие органы растений, вызывают уменьшение фотосинтеза. Это влечет снижение объема углеводов, транслоцируемых в подземные органы, и подавление развития корней и микориз. Поскольку наибольшая востребованность микотрофного способа питания характерна для субоптимальных эдафических условий [30], дополнительной причиной ослабления симбиотических связей в окрестностях ПКЗ может быть техногенная эвтрофикация экосистем [25]. Наличие в выбросах криолитового завода значительных количеств

оксидов азота делает реальным предположение об их возможном удобряющем эффекте. Об этом может свидетельствовать, например, возрастание обилия неморальных видов травянистых растений при высокой нагрузке [17].

Безусловно, предлагаемая интерпретация причин наблюдаемых изменений строения эктомикориз в условиях техногенных воздействий не является всеобъемлющей. Так, в окрестностях медеплавильного комбината газообразные вещества (SO_2) также являются существенным фактором, воздействующим и на надземные (прямо), и на подземные (опосредованно) органы растений. Следовательно, описывая возможные механизмы влияния промышленных веществ, содержащихся в выбросах предприятий, на эктомикоризы, мы акцентируем внимание на специфических особенностях изученных типов техногенного воздействия.

Ранее нами было показано, что в условиях загрязнения выбросами медеплавильного комбината во всем диапазоне техногенной нагрузки сохраняется положительный характер взаимосвязи между количественными параметрами развития эктомикориз (числом микориз) и побега двухлетних пихт [11]. Другими словами, независимо от степени нарушенности экосистем взаимоотношения между растениями и их грибными партнерами являются мутуалистическими. Для предметного обсуждения возможных экологических последствий техногенной трансформации анатомических параметров строения эктомикориз в настоящее время у нас нет достаточных оснований. Тем не менее приведенные результаты соответствуют фундаментальным представлениям о наибольшей востребованности микотрофного способа питания в отклоняющихся от оптимальных эдафических условиях и о снижении его полезности при улучшении обеспеченности растений элементами минерального питания.

Выражаю благодарность д-ру биол. наук С. А. Шавнину и канд. с.-х. наук В. В. Фомину (Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург) за представленную возможность работы на их пробных площадях в градиенте загрязнения СУМЗа.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-96407).

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. В. Лукина, В. В. Никонов, *Лесоведение*, 1999, 2, 57-67.
2. H.-S. Helmisaari, K. Makkonen, M. Olsson et al., *Plant and Soil*, 1999, 209, 193-200.
3. P. B. Reich, A. W. Schoettle, H. F. Stroo et al., *Can. J. Bot.*, 1985, 63: 11, 2049-2055.
4. H. F. Stroo, P. B. Reich, A. W. Schoettle, R. G. Amundson, *Ibid.*, 1988, 66: 8, 1510-1516.
5. M. B. Adams, E. G. O'Neill, *Forest Sci.*, 1991, 37: 5, 5-16.
6. Е. М. Шкараба, Л. Г. Переведенцева, Л. Е. Мехоношин, *Экология*, 1991, 6, 12-17.
7. R. Ohtonen, H. Väre, A. M. Markola et al., *Aquilo Ser. Bot.*, 1993, 32, 41-54.
8. Д. В. Веселкин, Леса Урала и хозяйство в них, 2002, вып. 22, 160-168.
9. Д. В. Веселкин, *Экологическая токсикология: Учеб. пособие*, Екатеринбург, Изд-во Урал. ун-та, 2001, 38-46.
10. Д. В. Веселкин, Современная микология в России: Первый съезд микологов России: Тез. докл., Москва, 2002, 86-87.
11. Д. В. Веселкин, *Лесоведение*, 2002, 3, 12-17.
12. Е. Л. Воробейчик, О. Ф. Садыков, М. Г. Фарафонов, *Экологическое нормирование техногенных загрязнений экосистем (локальный уровень)*, Екатеринбург, Наука, 1994.
13. Е. Л. Воробейчик, *Экология*, 1995, 4, 278-284.
14. С. Ю. Кайгородова, Е. Л. Воробейчик, Там же, 1996, 3, 187-193.
15. И. А. Юсупов, Н. А. Луганский, С. В. Залесов, *Состояние искусственных молодняков в условиях аэропромвыбросов*, Екатеринбург, 1999.
16. Н. М. Любашевский, В. И. Токарь, С. В. Щербаков, *Техногенное загрязнение окружающей среды флорой (экологические и медико-социальные аспекты)*, Екатеринбург, УрО РАН, 1996.
17. М. Р. Трубина, *Анализ состояния травянистой растительности в условиях хронического загрязнения кислыми газами: Дис. ... канд. биол. наук*, Екатеринбург, 1996.
18. М. Р. Трубина, А. К. Махнев, *Экология*, 1997, 2, 90-95.
19. И. А. Селиванов, *Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза*, М., Наука, 1981.
20. Д. В. Веселкин, *Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах*, Екатеринбург, УрО РАН, 2001, 113-126.
21. Л. А. Семенова, *Микоризные грибы и микоризы лесобразующих пород Севера*, Петрозаводск, 1980, 103-132.
22. V. Mejstrik, *Quaestiones Geobiologicae Problemy Biologie Krajiny*, 1976, 16, 99-178.
23. К. С. Бобкова, *Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока*, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1987.
24. С. Г. Прокушкин, В. В. Стасова, Л. Н. Каверзина, Е. А. Малинкова, *Лесоведение*, 2000, 2, 14-22.
25. J. Vaar, T. Bastiaans, M. A. van de Coevering, J. G. M. Roelofs, *Mycorrhiza*, 2002, 12, 147-151.
26. А. Кабата-Пендиас, Г. Пендиас, *Микроэлементы в почвах и растениях*, М., Мир, 1989.
27. A. Willenborg, D. Schmitz, J. Lelley, *Can. J. Bot.*, 1990, 68: 8, 1741-1746.
28. D. M. Wilkinson, N. M. Dickinson, *Oikos*, 1995, 72: 2, 298-300.
29. C. Leyval, K. Turnau, K. Haselwandter, *Mycorrhiza*, 1997, 7, 139-153.
30. Н. М. Шемаханова, *Микотрофия древесных пород*, М., Изд-во АН СССР, 1962.

Reaction of Ectomycorrhizae of *Pinus sylvestris* to Man-Made Contamination of Various Types

D. V. VESELKIN

General and specific peculiarities of reactions of mycorrhizae of pine tree determined by the chemical composition of industrial emissions to man-made contaminations were established. The diversity of fungal caps in the vicinities of enterprises with various type of influence on the environment varies according to a single scheme. Transversal sizes of mycorrhizal endings (fungal caps and plant roots) under the conditions of contamination by polymetallic dust increase, and under the influence of gaseous substances (SO₂, CO, NO_x) they decrease.