

**ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ**

УДК 577.482

© Д. В. Веселкин

**ВЛИЯНИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ
НА РАЗНООБРАЗИЕ ЭКТОМИКОРИЗ PINUS SYLVESTRIS**

VESELKIN D. V. INFLUENCE IF DIFFERENT TYPES OF INDUSTRIAL POLLUTION ON DIVERSITY OF PINUS SYLVESTRIS ECTOMYCORRHIZAE

Облигатная микотрофность древесных растений бореальной и умеренной зон рассматривается как одна из существенных биоэкологических особенностей: вступление в симбиоз расширяет адаптивные возможности обоих партнеров — и растений и симбиотрофных грибов (John, Coleman, 1983; Каратыгин, 1993). Одним из актуальных направлений в области экологии микориз является направление, связанное с изучением особенностей их строения и функционирования, обусловленных последствиями производственной деятельности человека. Подобные работы необходимы для создания адекватных представлений о функциях и экологической роли эктомикоризных ассоциаций в современной биосфере.

Обязательным компонентом любого исследования, объектом которого выступают эктомикоризы, является анализ их разнообразия. Можно констатировать, что в целом изменение разнообразия эктомикориз в окрестностях различных промышленных предприятий происходит однотипно: наблюдается его снижение (Markkola, Ohtonen, 1988; Kowalski et al., 1989; Крорачек et al., 1989; Шкараба и др., 1991; Kieliszewska-Rickicka et al., 1997; Веселкин, 2004б, и др.). Однако выявить какие-либо общие закономерности этого процесса на более глубоких уровнях детализации не позволяет разность используемых подходов и методов. Анализ информации о закономерностях трансформации наборов эктомикориз деревьев в условиях техногенных воздействий (Leuval et al., 1997; Веселкин, 2004б) показывает, что этот вопрос относительно лучше исследован для случаев эмиссий газообразных поллютантов по сравнению, например, со случаями техногенного загрязнения экосистем ионами тяжелых металлов.

Ранее обращалось внимание (Веселкин, 2003) на довольно четкую размерную дифференциацию друг от друга групп микориз с чехлами разных типов сложения, выделяемых на основании классификации Т. Доминика (1963). Это обстоятельство, а также доступность метода, позволяющего анализировать большие выборки, оставляет его достаточно привлекательным при проведении экологически ориентированных исследований. В частности, этот подход использован при изучении закономерностей изменения разнообразия эктомикориз у двух видов темнохвойных деревьев в условиях загрязнения естественных экосистем тяжелыми металлами в комплексе с сернистым ангидридом (Веселкин, 2004б). В настоящей работе с тех же методических позиций анализируется феноменология изменения разнообразия эктомикориз у одного вида растения (сосна обыкновенная — *Pinus sylvestris* L.), но в условиях трех разных типов воздействия: эмиссии кислых газов в комплексе с пылью тяжелых металлов, эмиссии газообразных поллютантов от металлургического и комплекса неф-

техимических предприятий. По нашему мнению, подобное сравнительное исследование может способствовать выявлению основных или существенных закономерностей реакций эктомикориз на различные внешние воздействия.

Материалы и методы

Материал для исследования — эктомикоризные окончания сосны обыкновенной, собранные в искусственных древостоях, произрастающих на разном удалении от трех источников промышленного загрязнения: 1) Среднеуральский медеплавильный завод (СУМЗ), г. Ревда, Свердловская обл., Средний Урал; 2) Полевской криолитовый завод (ПКЗ), г. Полевской, Свердловская обл., Средний Урал; 3) Уфимский промышленный центр (УПЦ), г. Уфа, Республика Башкортостан, Предуралье. Предприятия (группы предприятий) характеризуются различной структурой и объемами выбросов, вследствие чего оказывают различное влияние на прилегающие экосистемы.

Техногенный полигон СУМЗа. Общий объем промышленных атмосферных выбросов СУМЗа достигает 80 000—140 000 т/год (Воробейчик и др., 1994; Юсупов и др., 1999), в которых абсолютно преобладает SO_2 (92—95 % по массе). Специфика токсического воздействия на биоту создается за счет присутствия в выбросах пылевидных частиц с адсорбированными соединениями As (0.5—0.8 % всех выбросов) и тяжелых металлов: Cu (1.8—2.9 %), Zn (1.2—2.1 %), Pb (0.4—0.7 %), Cd. Изменения в состоянии биоты, обусловленные эмиссией техногенных поллютантов, наблюдаются на расстоянии 10—30 км от предприятия. Полигон находится в пределах Чусовского предгорно-низкогорного округа Среднего Урала (подзона южной тайги). Шесть пробных площадей, на которых проводили сбор материала, расположены в северном и западном направлениях от завода в импактной (4 км), буферной (8—12 км) и фоновой (18—20 км) зонах воздействия. Насаждения сосны 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. Регистрируется техногенное подкисление почв (Воробейчик и др., 1994). Общий запас сосновых культур второго класса возраста 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 (Юсупов и др., 1999).

Техногенный полигон ПКЗ. Объем выбросов ПКЗ — около 4600 т/год (по данным Комитета по природным ресурсам, экологии и сельскому хозяйству МУП за 1999—2000 гг., г. Полевской), что на порядок меньше объема выбросов СУМЗа. Преобладают также газообразные вещества: SO_2 (45 % по массе), CO (27 %), NO_x (25 %). Около 1 % выбросов приходится на HF и твердые фториды. В выбросах отсутствуют соединения высокотоксичных металлов Cd и Cu, в очень незначительных количествах содержатся Zn и Pb. Изменения в состоянии биоты наблюдаются на расстояниях 3—10 км от предприятия. Полигон также расположен в пределах Чусовского предгорно-низкогорного округа Среднего Урала. Двенадцать пробных площадей заложены 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 (Любашевский и др., 1996). 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 (данные лесоустройства).

Техногенный полигон УПЦ. Общий объем загрязняющих выбросов в атмосферу г. Уфы достигает величины порядка 350 000 т/год, из которых 200 000—250 000 т/год — выбросы промышленных предприятий. Наибольший объем поллютантов поступает от нефтеперерабатывающих предприятий, в структуре выбросов ко-

торых преобладают летучие углеводороды (около 50 %), прочие углеводороды, CO, NO_x и SO₂ (от 5 до 20 %). В меньших количествах присутствуют Cl₂, NH₃, H₂S (Государственный доклад..., 2002). Две пробные площади с сильно ослабленными насаждениями находятся в непосредственной близости от группы нефтехимических и нефтеперерабатывающих предприятий, контрольные (здоровые) — в 35 км к юго-западу от УПЦ (Зайцев и др., 2001). Возраст насаждений — 45—50 лет. Почвы — темно-серые лесные тяжелосуглинистые (УПЦ), в контроле — чернозем выщелоченный тяжелосуглинистый (Зайцев и др., 2001).

Корни и эктомикоризы в градиенте загрязнения СУМЗа отобраны в 1996 г., в градиенте ПКЗ — в 2001 г., на полигоне УПЦ — в 2002 г. Сбор всегда осуществляли в конце вегетационного сезона. В градиентах СУМЗа и ПКЗ анализировали корни из верхней (5—7 см) минеральной части почвы (гумусово-аккумулятивный горизонт). В районе воздействия выбросов УПЦ корни извлечены с большего диапазона глубин — 3—20 см минеральной части почвы. Образцы фиксировали в 4%-м формалине. Поперечные срезы микоризных окончаний (90—100 окончаний с пробной площади, всего около 1800 срезов) толщиной 10—20 мкм исследовали в глицерине без окрашивания. У каждого окончания фиксировали наличие грибного эктомикоризного чехла и определяли его подтип по Т. Доминику (1963), используя определительную таблицу, приводимую в работе И. А. Селиванова (1981).

Результаты и обсуждение

В общей сложности в исследованных насаждениях у сосны обнаружены эктомикоризы с чехлами 15 подтипов: плектенхиматические (B, E), переходные (BF), псевдопаренхиматические (F, G, H, I), двойные (K, L, M, N, O, P, Q) и бесструктурные (SR) (табл. 1).

В зависимости от расстояния до источников загрязнения распределение микориз с чехлами отдельных подтипов не подчиняется какой-либо общей для всех рассматриваемых полигонов закономерности: чехлы большинства подтипов зарегистрированы в отдельных выборках и в разных районах с очень незначительным постоянством. Можно только отметить, что в окрестностях всех предприятий при всех уровнях загрязнения отмечены микоризы с чехлами BF-подтипов и бесструктурными. На примере двух полигонов (СУМЗ и ПКЗ) можно говорить об отсутствии зависимости встречаемости G-микориз от уровня загрязнения. На более высоком классификационном уровне — на уровне групп подтипов — также не выявляется четкой приуроченности чехлов разных типов сложения к насаждениям той или иной степени нарушенности.

Тем не менее оценки богатства и разнообразия наборов чехлов в пределах пробной площади во всех районах демонстрируют зависимость от расстояния до источника загрязнения (табл. 2). Собственно богатство наборов подтипов снижается по сравнению с фоновыми лесами в окрестностях двух предприятий (СУМЗ и УПЦ), оставаясь вблизи криолитового завода на уровне, сопоставимом с не нарушенными лесами. Однако динамика рассчитанных значений индексов Шеннона и Симпсона, учитывающих относительное обилие микориз с чехлами разных подтипов, свидетельствует о том, что закономерность техногенного снижения разнообразия выражена во всех районах. Индекс Шеннона выгодно отличается от других тем, что для него разработан способ оценки значимости различий между выборками (Мэгарран, 1992). Результаты расчета *t*-критерия приведены в табл. 3. В большинстве случаев разнообразие подтипов микоризных чехлов вблизи промышленных предприятий оказывается достоверно более низким, чем в не нарушенных сообществах. Разности значений индексов между крайними точками градиентов (импактная—фоновая зоны) невелики. Индекс Шеннона на импактных территориях в среднем в 1.2—1.7 раза ниже, чем в отсутствие загрязнения, индекс Симпсона — в 1.1—2.3 раза. В двух районах (полигоны СУМЗа и УПЦ) индекс Шеннона по сравнению с индексом разнообразия Симпсона демонстри-

Относительное обилие подтипов микоризных чехлов (%)
в разных зонах техногенной нагрузки

Зона техногенной нагрузки	Пробная площадь и расстояние до источника загрязнения	Группы подтипов и подтипы микоризных чехлов														SR	
		плектенхиматические		BF	псевдопаренхиматические				двойные или комбинированные								
		В	Е		Ф	Г	Н	И	К	Л	М	О	Р	Q			
Техногенный полигон СУМЗа																	
Фоновая	С20, 20.0 км	64	—	—	12	7	—	—	—	—	—	—	7	1	9	—	—
	С18, 19.0 км	46	—	—	22	3	13	—	2	—	—	—	—	—	14	—	—
	С8, 18.0 км	55	—	—	18	2	—	5	11	—	—	—	1	—	1	—	7
Буферная	С1, 12.0 км	50	1	—	13	23	1	—	—	—	—	—	—	—	4	—	8
	С2, 8.5 км	56	—	—	25	2	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	14
Импактная	С7, 4.1 км	49	—	—	9	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40
Техногенный полигон ПКЗ																	
Фоновая	П31, 38.0 км	27	—	—	27	7	—	—	11	—	—	—	—	—	—	—	28
	П32, 21.0 км	27	—	—	33	8	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	26
	П33, 20.0 км	23	13	2	25	—	—	5	8	6	5	—	—	—	—	—	13
Буферная	П23, 6.0 км	15	—	—	42	4	—	—	1	8	—	—	—	—	—	—	30
	П22, 5.5 км	42	4	—	21	5	—	1	7	—	—	—	—	—	—	2	18
	П24, 3.5 км	27	—	—	29	1	—	—	22	—	—	—	—	—	—	—	21
Импактная	П11, 2.5 км	58	5	3	12	2	—	—	2	—	—	2	—	—	—	—	16
	П12, 2.0 км	48	—	—	10	—	—	—	9	—	—	3	—	—	—	1	29
	П14, 1.7 км	39	1	—	2	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40
Техногенный полигон УПЦ																	
Фоновая	Уф, 35.0 км	27	3	—	39	—	—	1	2	—	—	—	1	4	—	—	23
Импактная	У3, 2.0 км	37	—	—	26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	37
	У4, 2.0 км	22	—	—	39	—	—	—	—	—	—	—	1	4	—	—	34

Примечание. Прочерк обозначает отсутствие микориз с данным чехлом.

рует большую амплитуду изменчивости. В районе ПКЗ большой размах значений в градиенте загрязнения характерен для индекса Симпсона.

Известно, что индекс Шеннона более чувствителен к появлению или исчезновению в выборках редких и немногочисленных видов (в нашем случае — подтипов чехлов), а индекс Симпсона придает больший вес обычным видам (Одум, 1986). Таким образом, разная степень выраженности динамики двух индексов позволяет в формализованном виде выявить особенности процесса изменения разнообразия в трех районах. В окрестностях медеплавильного и нефтехимических заводов структура наборов грибных чехлов меняется преимущественно благодаря исчезновению на загрязненных площадях редких и малообильных подтипов чехлов. Вблизи же ПКЗ богатство чехлов остается неизменным, а значения индексов разнообразия детерминируются, следовательно, соотношением обилия массовых подтипов; выраженное возрастание уровня доминирования в непосредственной близости от этого предприятия иллюстрируется наиболее явной из всех трех градиентов динамики значений индекса доминирования Симпсона.

Направленность изменений в наборах грибных чехлов, зависящих от уровня внешней нагрузки, можно проиллюстрировать еще одним способом, — оценив богатство чехлов в отдельных пробах (рис. 1). Данные получены следующим образом. Об-

**Характеристики разнообразия наборов микоризных чехлов
в разных зонах техногенной нагрузки**

Характеристика	Зона техногенной нагрузки		
	фоновая	буферная	импактная
Техногенный полигон СУМЗа			
Богатство подтипов, штук/пробная площадь	6—8	5—7	4
Индекс разнообразия Шеннона	1.18—1.41	1.13—1.37	1.01
Индекс разнообразия Симпсона	2.27—3.33	2.50—3.03	2.44
Индекс доминирования Симпсона	0.30—0.44	0.33—0.40	0.41
Доля плектенхиматических чехлов, %	55.0 (46—64)	53.5 (51—56)	49.0
Доля псевдопаренхиматических чехлов, %	27.3 (19—38)	32.0 (27—37)	11.0
Доля двойных чехлов, %	15.4 (13—17)	3.5 (3—4)	0.0
Доля бесструктурных чехлов, %	2.3 (0—7)	11.0 (8—14)	40.0
Техногенный полигон ПКЗ			
Богатство подтипов, штук/пробная площадь	5—9	5—8	5—8
Индекс разнообразия Шеннона	1.45—1.97	1.39—1.59	1.15—1.35
Индекс разнообразия Симпсона	3.81—6.16	3.37—4.00	2.65—3.03
Индекс доминирования Симпсона	0.16—0.26	0.25—0.30	0.33—0.38
Доля плектенхиматических чехлов, %	30.0 (27—36)	29.34 (15—27)	50.3 (40—63)
Доля псевдопаренхиматических чехлов, %	35.7 (32—41)	34.3 (27—46)	15.7 (10—20)
Доля двойных чехлов, %	12.0 (6—19)	13.3 (9—22)	5.7 (0—13)
Доля бесструктурных чехлов, %	22.3 (13—28)	23.0 (18—30)	28.3 (16—40)
Техногенный полигон УПЦ			
Богатство подтипов, штук/пробная площадь	8	—	3—5
Индекс разнообразия Шеннона	1.44	—	1.08—1.26
Индекс разнообразия Симпсона	3.49	—	2.92—3.19
Индекс доминирования Симпсона	0.29	—	0.31—0.34
Доля плектенхиматических чехлов, %	30.0	—	29.5 (22—37)
Доля псевдопаренхиматических чехлов, %	40.0	—	32.5 (26—39)
Доля двойных чехлов, %	7.0	—	2.5 (0—5)
Доля бесструктурных чехлов, %	23.0	—	35.5 (37—34)

Примечание. Богатство и индексы разнообразия — размах значений для площади; доли чехлов — среднее значение для зоны нагрузки и размах.

разцы корней, отобранные в поле из одной прикопки или шурфа, не смешивались с другими образцами. В период обработки из образца случайно отбирали пробу в 6 эктомикоризных окончаний (или 2 пробы по 6 окончаний). На каждой площади были оценены доли проб с разным количеством зарегистрированных в них подтипов чехлов. Из данных рис. 1 следует, что по мере перехода от ненарушенных сообществ к нарушенным частотные распределения становятся более правосторонними. Другими словами, на всех полигонах в импактных выборках по сравнению с фоновыми увеличивается доля проб с низким богатством подтипов (с 1—2 подтипами в пробе). Статистически закономерность различия распределений в фоновой и импактной зонах подтверждается для районов влияния выбросов ПКЗ ($\chi^2_{(1)} = 23.13$; $p < 0.001$) и УПЦ ($\chi^2_{(1)} = 7.02$; $p < 0.01$). В районе влияния выбросов СУМЗа просматривается только возрастание в условиях загрязнения доли проб с 2 подтипами (до 60 %) при соответствующем снижении доли проб с 3—4 подтипами.

Обсуждая особенности распределения подтипов чехлов в зависимости от уровня техногенной нарушенности местообитания, мы проанализировали только их присут-

**Сравнение значений индекса разнообразия Шеннона
в фоновых и импактных зонах техногенной нагрузки**

Сравниваемые выборки (значения индекса разнообразия Шеннона)		<i>df</i>	Значение <i>t</i>		Значимость различий
фоновая	импактная		теоретическое	фактическое	
Техногенный полигон СУМЗа					
C8 (1.387)	C7 (1.011)	150	3.29 _(p=0.001)	4.51	p < 0.001
C18 (1.414)	C7 (1.011)	132	3.29 _(p=0.001)	6.50	p < 0.001
C20 (1.175)	C7 (1.011)	121	1.96 _(p=0.05)	1.68	Не значимо
Техногенный полигон ПКЗ					
П33 (1.974)	П14 (1.152)	177	3.29 _(p=0.001)	48.16	p < 0.001
П32 (1.451)	П14 (1.152)	176	3.29 _(p=0.001)	11.76	p < 0.001
П31 (1.484)	П14 (1.152)	151	3.29 _(p=0.001)	6.95	p < 0.001
П33 (1.974)	П12 (1.318)	182	3.29 _(p=0.001)	13.29	p < 0.001
П32 (1.451)	П12 (1.318)	180	1.96 _(p=0.05)	2.52	p < 0.05
П31 (1.484)	П12 (1.318)	153	1.96 _(p=0.05)	2.50	p < 0.05
П33 (1.974)	П11 (1.353)	149	3.29 _(p=0.001)	6.81	p < 0.001
П32 (1.451)	П11 (1.353)	146	1.96 _(p=0.05)	1.05	Не значимо
П31 (1.484)	П11 (1.353)	125	1.96 _(p=0.05)	1.30	» »
Техногенный полигон УПЦ					
Уф (1.435)	У3 (1.084)	114	3.29 _(p=0.001)	4.39	p < 0.001
УФ (1.435)	У4 (1.256)	179	2.58 _(p=0.01)	3.19	p < 0.01

стве или отсутствие в той или иной зоне нарушения экосистем. Рассмотрим техногенную динамику обилия микориз с разными подтипами чехлов. Удобным и продуктивным для достижения этой цели, учитывая низкое обилие и довольно редкую встречаемость большинства подтипов, является анализ обилия на уровне групп подтипов: плектешиматических, псевдопаренхиматических, двойных и бесструктурных (чехлы BF объединены с псевдопаренхиматическими).

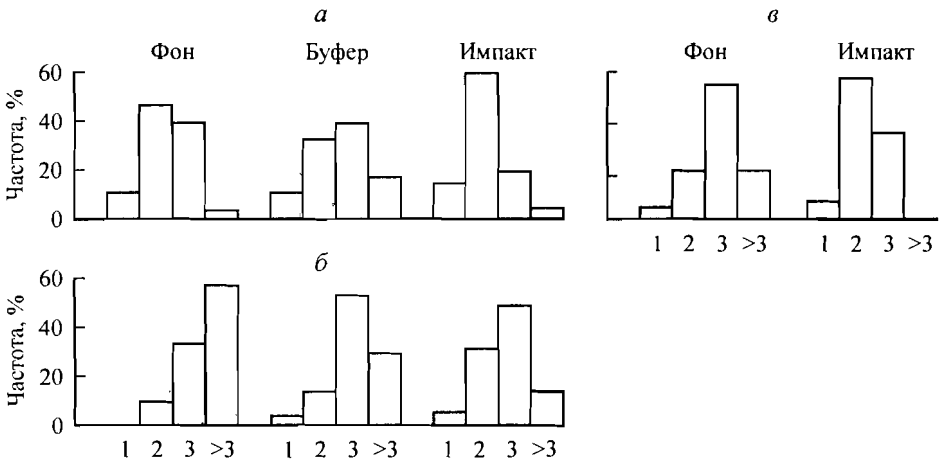


Рис. 1. Частотные распределения количества подтипов микоризных чехлов в пробе (объем пробы — 6 окончаний; количество подтипов указано по оси абсцисс) в разных зонах техногенной нагрузки.

a — в градиенте загрязнения СУМЗа, *б* — ПКЗа, *в* — УПЦа.

В нарушенных местообитаниях всех районов снижается обилие хорошо структурированных псевдопаренхиматических и двойных чехлов. Наиболее четко эта закономерность видна в окрестностях медеплавильного комбината, слабее — на полигоне ПКЗ и еще менее явно — в Уфимском промышленном центре. Поскольку снижается относительная частота встречаемости одних чехлов, возрастает относительное обилие других. Например, в импактных зонах СУМЗа и УПЦ увеличивается обилие бесструктурных чехлов — различия с фоновой зоной достигают в первом случае порядка величин (в 17 раз), а во втором — полуторократной величины. В районе влияния выбросов Полевского криолитового завода заметнее возрастает обилие чехлов с плектенхиматической структурой, а относительная частота встречаемости бесструктурных довольно незначительно варьирует в разных зонах нагрузки.

Сравнение однородности выборок из импактных и фоновых местообитаний каждого полигона и сравнение между собой выборок из разных зон по соотношению чехлов основных типов сложения показало следующее. Три фоновые выборки из района СУМЗа (С8, С18, С20) не различаются между собой по данной характеристике, но демонстрируют значимое отличие от выборки с импактной площади С7 ($\chi^2_{(3)} = 27.86—37.78$; во всех случаях $p < 0.001$). Из трех выборок импактной зоны ПКЗ в одной сравниваемой паре (П11 и П14) наблюдается различие на уровне $p < 0.05$, так же как и в одной из пар выборок из фоновой зоны (П32 и П33; $p < 0.01$). Однако во всех 9 попарных сравнениях импактных и фоновых выборок из данного района установлены различия на уровнях значимости $p < 0.05$ (1 случай), $p < 0.01$ (5 случаев) и $p < 0.001$ (3 случая). В окрестностях УПЦ две импактные выборки характеризуются одинаковым распределением чехлов по основным типам сложения, при этом одна из них (УЗ) достоверно отличается от фоновой ($\chi^2_{(3)} = 8.36$; $p < 0.05$).

Таким образом, можно считать твердо установленным, что в рассматриваемых техногенных градиентах у сосны изменяется соотношение чехлов разных типов сложения. Близость реакций, наблюдаемых в разных районах, позволяет провести дисперсионный анализ данных, с тем чтобы с предельной степенью формализации выявить тенденции, общие для рассматриваемых полигонов, и охарактеризовать их количественно (рис. 2). По объединенным данным, статистически значимо при возрастании уровня загрязнения изменяется обилие псевдопаренхиматических (снижение

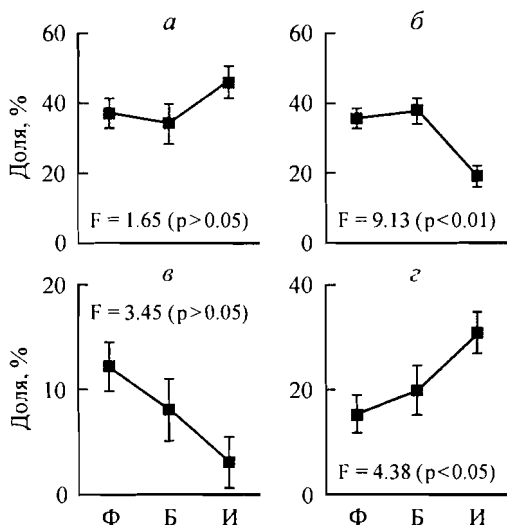


Рис. 2. Среднее обилие плектенхиматических (а), псевдопаренхиматических (б), двойных (в) и бесструктурных (г) чехлов в фоновой (Ф), буферной (Б) и импактной (И) зонах техногенной нагрузки, рассчитанной в ходе дисперсионного анализа по данным для трех исследуемых полигонов; вертикальные линии — ошибка среднего.

в 1.8 раза по сравнению с ненарушенными лесами) и бесструктурных (возрастание в 2 раза) чехлов. Относительная частота встречаемости плектенхиматических и двойных чехлов изменяется в зависимости от зоны нагрузки на уровне тенденций, но незначительно.

Основные закономерности техногенной трансформации наборов подтипов грибных чехлов у сосны в трех районах исследования являются близкими. Во всех случаях в нарушенных лесах наблюдается снижение разнообразия чехлов, учтенных на пробной площади или в отдельных пробах. При этом богатство наборов изменяется довольно слабо, а трансформация лучше заметна по показателям, учитывающим обилие. Во всех случаях в условиях промышленного нарушения однотипно изменяется соотношение групп чехлов с разным анатомическим сложением. Представленные факты позволяют сделать вывод, что тип промышленного воздействия или химическая специфичность ингредиентов выбросов не сопряжены с какими-либо специфичными реакциями параметров разнообразия эктомикориз, которые обнаруживались бы с использованием наших методов.

Другое обобщение вытекает из сопоставления данных по сосне с данными, характеризующими техногенную трансформацию разнообразия чехлов темнохвойных деревьев (ель сибирская и пихта сибирская) в одном из районов наших работ, — техногенном полигоне СУМЗа (Веселкин, 2004б). И в этом случае наблюдается высокое сходство основных техногенных эффектов, относящихся как к общим показателям разнообразия, так и к соотношению чехлов разных групп подтипов.

Общепризнано, что снижение биологического разнообразия — одна из универсальных закономерностей, наблюдаемых на уровне целых биологических сообществ и их отдельных структурных или функциональных блоков, который возникает в ответ на экстремальные или субоптимальные условия существования (Одум, 1986; Мэгаран, 1992). Неоднократно снижение разнообразия эктомикориз констатировалось в естественных сообществах при промышленных нагрузках (Markkola, Ohtonen, 1988; Holopainen, 1989; Kowalski et al., 1989; Kropacek et al., 1989; Шкараба и др., 1991; Kieliszewska-Rikicka et al., 1997; Веселкин, 2004б). Реже в природных условиях (Kraigher et al., 1996) и чаще в лабораторных и полевых экспериментах при имитации промышленных воздействий (Gronbach, Agerer, 1986; Dighton, Skeffington, 1987; Meier et al., 1989) установлена неизменность наборов эктомикориз. Как правило, техногенное изменение разнообразия не имеет чрезвычайно резкого характера: обычно наблюдается снижение оценок богатства в 1.5—2 раза по сравнению с ненарушенными условиями. Последнее обстоятельство обусловлено, по всей видимости, невозможностью выделения или учета в экологически ориентированных работах большого количества разновидностей эктомикориз, которые можно или целесообразно идентифицировать: обычно исследователи работают с 8—15, редко — с 20 типами, подтипами, формами или морфотипами микориз. В тех случаях, когда вопросу встречаемости чехлов разных типов сложения уделялось специальное внимание, на загрязненных территориях наблюдалось снижение доли псевдопаренхиматических и возрастание значимости бесструктурных чехлов (Kowalski et al., 1989; Шкараба и др., 1991; Веселкин, 2004б).

Таким образом, установленные нами закономерности соответствуют существующим теоретическим представлениям и имеющимся литературным данным, и потому, по всей вероятности, могут рассматриваться как характерные реакции эктомикориз деревьев в ответ на широкий спектр промышленного воздействия с различным химизмом выбросов.

Разнообразие подтипов грибных чехлов в первую очередь связано с уровнем видового разнообразия симбиотрофных грибов (Селиванов, 1981). И хотя используемая нами классификация грибных чехлов не является естественной и не позволяет сопоставить с тем или иным подтипом чехла какую-либо систематическую группу (за исключением чехла подтипа G, образуемого, по всей вероятности, грибом *Cenococcium graniforme* (Sow.) Fred et Winge), первоочередная, по нашему мнению, причина техногенного изменения разнообразия эктомикориз связана с соответствующим изменением разнообразия грибов. Собственно анализ закономерностей техногенных транс-

формаций сообществ микоризообразователей выходит за рамки настоящей статьи. Поэтому отметим только, что все формы антропогенного загрязнения лесов сопровождаются изменениями в структуре группировок симбиотрофов, чаще всего — негативными (см.: Cairney, Meharg, 1999). Среди других причин, которые могут влиять на разнообразие микориз, следует отметить возможные различия в продолжительности существования и скорости развития индивидуальных эктомикоризных окончаний (Веселкин, 2003, 2004б) и возможные различия жизненного состояния симбионтов в разных условиях.

Переходя к обсуждению возможных последствий техногенной трансформации разнообразия эктомикориз, отметим, что имеется несколько возможных направлений такого обсуждения.

Первое направление связано с анализом прямых взаимосвязей между разнообразием микориз и развитием отдельных особей растений или сообществ. С теоретических позиций высокое разнообразие эктомикоризных грибов является залогом возможности успешной адаптации деревьев к широкому кругу условий произрастания (John, Coleman, 1983; Каратыгин, 1993). На уровне отдельных особей этот тезис имеет экспериментальные подтверждения. При одновременной инокуляции несколькими видами грибов сеянцы деревьев развиваются лучше, чем при инокуляции одним (Chu-Chou, Grace, 1985) или каждым из видов в отдельности (Parlade, Alvarez, 1993; Sudhakar, Natarajan, 1997). В естественных условиях обнаруживается положительная связь между количеством присутствующих на корнях двулетних особей пихты морфотипов микориз и развитием их побега (Веселкин, 1999). На уровне сообществ или экосистем убедительные доказательства связи разнообразия эктомикоризообразователей и(или) микориз с продуктивностью или устойчивостью лесов отсутствуют. Убеждения о положительном характере сопряженности этих параметров в значительной мере априорны и основаны на теоретических представлениях или экстраполяции экспериментальных данных, подобных приведенным выше, с уровня особей на ценотический. Тем не менее полагая, что в общем высокое разнообразие микориз (микоризных грибов) положительно сопряжено с развитием фитобионтов, его техногенное снижение следует считать негативным фактором, ведущим к увеличению вероятности возникновения неблагоприятных последствий для растений и растительных сообществ в целом.

Второе направление предполагает взаимосвязанный анализ динамики параметров разнообразия микориз с изменением их размеров. Техногенная трансформация структуры наборов микориз может непосредственно отражаться на средних выборочных значениях объема и соотношения объемов симбионтов, что позволяет рассматривать структурное разнообразие чехлов в качестве функционального параметра. Это связано с размерными различиями между микоризами с чехлами разных типов сложения (Веселкин, 2003). Например, в 10 из 18 выборок, анализируемых в настоящей статье, между группами микориз с разными чехлами выражены различия по признаку «диаметр окончания»: больший диаметр ассоциируется с псевдопаренхиматическими чехлами, к которым в данном случае отнесены и двойные. В 18 выборках псевдопаренхиматические чехлы имеют большую абсолютную, а в 17 — также большую относительную толщину по сравнению с плектенхиматическими и бесструктурными.

Поскольку обилие чехлов разного сложения в зависимости от уровня загрязнения изменяется закономерно, этот процесс выступает одним из механизмов техногенной трансформации размерных параметров микориз (Веселкин, 2004а). Например, снижение в нарушенных сообществах доли микориз с мощными псевдопаренхиматическими чехлами, при одновременном возрастании обилия тонких бесструктурных чехлов, очевидно, может приводить к смещению значения средней толщины чехла в выборке в меньшую область. Этот эффект наблюдается на техногенных полигонах медеплавильного и криолитового заводов (Веселкин, 2002; Веселкин и др., 2003). В первом случае он приводит к неизменности средней толщины чехлов в токсическом градиенте, несмотря на то что выражено возрастание толщины чехлов основных групп (плектенхиматических и псевдопаренхиматических) при увеличении уровня нагрузки. Во втором случае наблюдается заметное снижение средней толщины чехлов в вы-

борке вблизи предприятия, хотя снижение толщины выражено только для группы псевдопаренхиматических чехлов.

Таким образом, в условиях воздействия промышленных выбросов трех различных типов установлены сходные закономерности техногенной трансформации наборов подтипов грибных чехлов у сосны обыкновенной. С ростом уровня техногенной нагрузки снижаются показатели богатства (слабее) и собственно разнообразия наборов подтипов чехлов (сильнее); уменьшается доля чехлов псевдопаренхиматического сложения и увеличивается обилие микориз с бесструктурными чехлами. Таким образом, химическая специфичность ингредиентов промышленных выбросов не обуславливает возникновения специфических реакций изменения параметров разнообразия эктомикориз.

Автор выражает признательность Г. А. Зайцеву (Институт биологии УНЦ РАН), любезно предоставившему свои полевые сборы из района Уфимского промышленного центра, и коллегам, совместно с которыми были собраны полевые материалы в градиенте загрязнения СУМЗа, — С. А. Шавнину и В. В. Фомину (Уральский государственный лесотехнический университет).

Сбор и обработка фактических данных в период 2001—2002 гг. выполнялись при поддержке РФФИ (проект № 01-04-96407); заключительная часть работы выполнена в рамках проектов РФФИ-Урал (№ 04-04-96104, 04-04-96106 и 04-04-96107).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веселкин Д. В. Реакция эктомикориз хвойных на техногенное загрязнение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 21 с.

Веселкин Д. В. Реакция эктомикориз сосны обыкновенной на газообразное загрязнение: Вып. 22 // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург, 2002. С. 160—168.

Веселкин Д. В. Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 1. С. 22—29.

Веселкин Д. В. Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината // Экология. 2004а. № 2. С. 90—98.

Веселкин Д. В. Влияние загрязнения тяжелыми металлами и сернистым газом на эктомикоризы *Picea obovata* и *Abies sibirica* // Микология и фитопатология. 2004б. Т. 38, вып. 1. С. 20—26.

Веселкин Д. В., Мухин В. А., Шавнин С. А., Фомин В. В., Попов А. С. Строение эктомикориз и состояние древостоев сосны обыкновенной в условиях загрязнения СУМЗа: Вып. 23 // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург, 2003. С. 172—183.

Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарофонов М. Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Башкортостан в 2001 году. Уфа, 2002. 301 с.

Доминик Т. Классификация микориз // Микориза растений. М.: Сельхозиздат, 1963. С. 245—258.

Зайцев Г. А., Кулагин А. Ю., Багаутдинов Ф. Я. Особенности строения корневых систем *Pinus sylvestris* L. и *Larix sukaczewii* Dyl. в условиях Уфимского промышленного центра // Экология. 2001. № 4. С. 307—309.

Каратыгин И. В. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 115 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.

Одум Ю. Экология. В 2 томах. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.

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.

Юсупов И. А., Луганский Н. А., Залесов С. В. Состояние искусственных молодняков в условиях аэропромвыбросов. Екатеринбург, 1999. 185 с.

Cairney J. W. G., Meharg A. A. Influences of anthropogenic pollution on mycorrhizal fungal communities // *Envir. Poll.* 1999. Vol. 106, N 2. P. 169—182.

Chu-Chou M., Grace L. Comparative efficiency of the mycorrhizal fungi *Laccaria laccata*, *Hebeloma crustuliniforme* and *Rhizopogon* species on growth of radiata pine seedlings // *New Zealand. J. Bot.* 1985. Vol. 23, N 3. P. 417—424.

Dighton J., Skeffington R. A. Effects of artificial acid precipitation on the mycorrhizas of Scots pine seedlings // *New Phytol.* 1987. Vol. 107, N 2. P. 191—202.

Gronbach E., Agerer R. Charakterisierung und Inventur der Fichten-Mykorrhizen im Hoggwald und deren Reaktionen auf saure Beregnung // *Forstwiss. Cbl.* 1986. Bd 105, H. 4. S. 329—335.

Holopainen T. Ecological and ultrastructural response of Scots pine mycorrhizas to industrial pollution // *Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc.* Praha, 1989. Pt 1. P. 185—190.

John V., Coleman D. C. The role of mycorrhizae in plant ecology // *Can. J. Bot.* 1983. Vol. 61, N 6. P. 1005—1014.

Kieliszewska-Rikicka B., Rudawska M., Leski T. Ectomycorrhizae of young and mature scots pine trees in industrial regions in Poland // *Environ. Pollut.* 1997. Vol. 98, N 3. P. 315—324.

Kowalski S., Wojewoda W., Bartnik C., Rupik A. Mycorrhizal species composition and infection patterns in forest plantations exposed to different levels of industrial pollution // *Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc.* Praha, 1989. Pt 1. P. 249—256.

Kraigher H., Batic F., Agerer R. Types of ectomycorrhizae and mycobioidication of forest site pollution // *Phyton.* 1996. Vol. 36, N 3. P. 115—120.

Kropacek K., Kristinova M., Chmelikova E., Cudlin P. The mycorrhizal inoculation potential of forest soil exposed to different pollution stress // *Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc.* Praha, 1989. Pt 1. P. 271—278.

Leyval C., Turnau K., Haselwandter K. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects // *Mycorrhiza.* 1997. Vol. 7, N 3. P. 139—153.

Markkola A. M., Ohtonen R. Mycorrhizal fungi and biological activity of humus layer in polluted pine forests in the surroundings of Oulu // *Karstenia.* 1988. Vol. 28, N 1. P. 45—47.

Meier S., Robarge W. P., Bruck R. I., Grand L. F. Effect of simulated rain acidity on ectomycorrhizae of red spruce seedlings potted in natural soil // *Environ. Pollut.* 1989. Vol. 59, N 4. P. 315—324.

Parlade J., Alvarez I. F. Coinoculation of aseptically grown Douglas-fir with pairs of ectomycorrhizal fungi // *Mycorrhiza.* 1993. Vol. 3, N 2. P. 93—96.

Sudhakara R. M., Natarajan K. Coinoculation efficacy of ectomycorrhizal fungi on *Pinus patula* seedlings in a nursery // *Mycorrhiza.* 1997. Vol. 7, N 3. P. 133—138.

Институт экологии растений и животных УрО РАН
Екатеринбург

Поступила 17 IV 2004

SUMMARY

A diversity of ectomycorrhizal mantles of Scotch pine in conditions of industrial pollution is investigated. The comparison of three types of pollution is made: 1) heavy metals in a complex with SO₂; 2) gaseous pollutants from metallurgical and 3) gaseous pollutants from a complex of the petrochemical factories. The identical patterns of technogenous transformation of sets of fungal mantle in all three cases are discovered. In vicinities of all three factories the richness and variety of sets of mantles are reduced; the share of mycorrhizal tips with pseudoparenchymatous mantles is decreased and the comparative abundance of mycorrhizal tips with unstructured mantles is increased. The conclusion is made, that the chemical specificity of industrial emissions does not cause specific reactions of ectomycorrhizal mantles.