

УДК 630*581.43+630*17+504.73.05:504.3.054

МОРФОЛОГИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ И МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ У СЕЯНЦЕВ ПИХТЫ И ЕЛИ В УСЛОВИЯХ ВОЗДЕЙСТВИЯ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО КОМБИНАТА*

© 2006 г. Д. В. Веселкин

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

Поступила в редакцию 14.02.2005 г.

В условиях загрязнения южнотаежных природных экосистем пылью тяжелых металлов (Cd, Cu, Zn, Pb) и SO₂ угнетается развитие главного корня проростков и сеянцев, но активизируется заложение боковых проводящих корней; одновременно увеличивается абсолютное (число структур у особи) и относительное (структур на 100 мм проводящих корней) число поглощающих органов – корней, микориз и микоризных окончаний. Причины интенсификации ветвления подземных органов связаны как с прямыми техногенными эффектами (повышение токсичности почвы), так и с косвенными (изменение фитоценоотического режима лесных сообществ).

Корневые системы, корни, эктомикориза, морфология, пихта сибирская, ель сибирская, загрязнение, тяжелые металлы.

По сравнению с числом опубликованных работ, посвященных изучению динамики численности начальных генераций деревьев в лесных экосистемах и традиционно являющихся одними из наиболее многочисленных в лесной экологии и лесоведении, непропорционально мало исследований, в которых анализируются морфогенез и закономерности изменения жизненного состояния деревьев в естественных местообитаниях. Между тем регуляция численности ценопопуляций и отдельных поколений деревьев осуществляется путем изменения фенотипа и жизнеспособности особей, смены направлений и темпов их развития под влиянием сложного комплекса абиотических и биотических факторов.

Особенный недостаток ощущается в информации о закономерностях экологической обусловленности морфогенеза подземных поглощающих органов деревьев, т.е. в отношении механизмов адаптации растений к эдафическим условиям различных биотопов и микроместообитаний. Сложность получения подобных данных обусловлена более трудоемкими методическими приемами исследования подземных органов растений. Помимо этого, принципиальным является то обстоятельство, что древесные растения микотрофны. Вступление в симбиотическую связь с микоризными грибами – обязательное условие существования хвойных в естественных сообществах. Ме-

нее облигатный характер микоризные взаимодействия носят для лиственных видов деревьев. Физиологические механизмы почвенного питания, эффективность поглощения биогенных элементов, структура потоков пластических веществ и энергии между разными органами растений, процессы морфогенеза поглощающих и, возможно, скелетных корней – все данные явления и процессы существенно отличаются у микоризных и выращенных в стерильных условиях древесных растений. По нашему мнению, в настоящее время имеется необходимость целенаправленного поиска общих закономерностей приспособления подземных поглощающих органов деревьев к изменениям условий произрастания с обязательным учетом их симбиотической, двойственной природы.

Достаточно “удобным” для решения некоторых вопросов в рамках этого направления может быть изучение морфогенеза подземных органов и особенностей симбиотических взаимодействий растений с микоризными грибами в ситуациях изменения условий существования, происходящих под воздействием внешних “неприродных” факторов. Примером подобных факторов может быть токсическое загрязнение естественных сообществ, приводящее к изменению почвенных параметров и другим экосистемным эффектам. Реализация такого подхода может позволить выявить некоторые базовые, достаточно неспецифические реакции, проявляющиеся под воздействием широкого круга экологических факторов различной природы.

Целью работы, результаты которой представлены в настоящей статье, было решение одной из

* Работа выполнена при поддержке ФЦНП развития системы ведущих научных школ (РИ-112/001/249) и РФФИ (04-04-96104, 04-04-96106, 04-04-96107).

частных задач в рамках вышеизложенной “программы-максимум”: изучить закономерности изменения морфологии корневых систем и особенности микоризообразования у ювенильных особей пихты сибирской и ели сибирской в условиях токсического техногенного загрязнения природных экосистем.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в темнохвойных лесах южнотаежного лесорастительного округа Среднеуральской низкогорной провинции. Пробные площади расположены в западном направлении от Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда), выбрасывающего в атмосферу большие объемы газообразных (в основном SO_2) и твердых (Cd, Cu, Zn, Pb, As) промышленных отходов. Сбор материала выполнен на площадях в зонах фонового, ненарушенного (30 км от источника загрязнения), буферного или переходного (4,5 и 7 км) и импактного – наиболее нарушенного состояния лесов (1 и 2 км).

Исследованные елово-пихтовые сообщества расположены в верхних и средних частях пологих склонов на дерново-подзолистых почвах и характеризуют последовательные стадии техногенной трансформации лесов. Предположительно до начала работы завода (1940 г.) на всех площадях были представлены ельники-пихтарники липняковые, о чем можно судить по наличию липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) в подлеске или в виде вегетативной поросли. Закономерности техногенной трансформации основных компонентов лесных экосистем района исследований, описанные в значительном числе публикаций [2–4, 7–11, 15], кратко можно охарактеризовать следующим образом. С ростом уровня загрязнения снижается высота, запас и жизненность древостоев; снижается видовое богатство и изменяется структура биомассы травяно-кустарничкового яруса; мощное развитие получает моховой покров, в котором абсолютно доминирует *Pohlia nutans* (Nedw.); изменяется морфология почвенного профиля, прежде всего органогенного и гумусового горизонтов; замедляется скорость деструкции растительного опада, что выражается в накоплении мощного слоя подстилки, и отпада; корни деревьев не осваивают лесную подстилку.

В первой половине июля и в сентябре 1997 г. на 15 площадях (4 – в фоновой зоне, 8 – в буферной и 3 в импактной), описание которых опубликовано ранее [4], произведен сбор однолетних особей пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). В сентябре 1998 г. на тех же площадях собраны двухлетние особи пихты. Ранее, в сентябре 1994 г., на трех площадях в каждой зоне нагрузки собраны особи подроста пихты и ели (*Picea obovata* Ledeb.) высотой менее 0,5 м. В настоящем сообщении анализируется строение только тех особей, которые произрастали в лесных сообществах на поверхности почвы, иные случаи оговариваются специально.

У 1-, 2-летних сеянцев с приближением до 1 мм определяли длину надземной части и ежегодные приросты стволика, длину главного корня и суммарную длину боковых корней. Под бинокулярной лупой подсчитывали число немикоризованных и микоризованных поглощающих корней (микориз) у одной особи. Отдельно подсчитывали число простых (неразветвленных) и сложных (включающих 2 и более отдельных микоризных окончаний) микориз. Интенсивность микоризации (отношение числа микориз к сумме микориз и немикоризованных поглощающих корней) и плотность поглощающих корней, микориз и микоризных окончаний (число соответствующих структур на 100 мм длины проводящих корней) определяли по И.А. Селиванову [23]. У особой подростка определяли возраст по числу ежегодных приростов стволика, приросты стволика на протяжении последних трех лет, плотность поглощающих корней, микориз и микоризных окончаний, соотношение простых и сложных микориз. В каждом варианте (особи одного возраста из каждой зоны техногенной нагрузки) проанализировано по 30–100 растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Одно-полуторамесячные особи, отобранные в июле 1997 г., представляют собой проростки, только приступающие к автотрофному существованию. Сеянцы, собранные в сентябре 1997 и 1998 гг., характеризуют состояние растений в конце первого (“сеянцы I”) и второго (“сеянцы II”) вегетационных периодов. Таким образом, имеется возможность проанализировать динамику морфологических признаков растений и параметров микоризообразования в зависимости от изменений условий произрастания, обусловленных влиянием внешнего фактора – техногенного воздействия, и одновременно в возрастном аспекте.

В нарушенных выбросами комбината лесах несколько снижается общая высота проростков и сеянцев пихты (табл. 1), однако приросты стволика на протяжении двух первых лет жизни примерно одинаковы во всех зонах нагрузки. Экологически обусловленные различия в строении подземных органов выражены более явно. В нарушенных лесах наблюдается угнетение развития главного корня: его длина в этих условиях составляет 59% от фонового значения у проростков и 71% – в конце второго года жизни (табл. 2). При этом у сеянцев с загрязненных территорий образуется на порядок больше боковых проводящих корней, что происходит в результате как существенного возрастания доли особей с боковыми корнями (рис. 1,

Таблица 1. Морфометрические характеристики надземных частей проростков сеянцев пихты в разных зонах техногенной нагрузки

Возрастные этапы	Длина побегов прошлого года, мм			Длина побегов текущего года, мм			Длина надземной части, мм		
	<i>ф</i>	<i>б</i>	<i>и</i>	<i>ф</i>	<i>б</i>	<i>и</i>	<i>ф</i>	<i>б</i>	<i>и</i>
Проростки	–	–	–	–	–	–	30.9	32.2	24.0**
Сеянцы I	–	–	–	4.9	6.1	7.6	38.1	36.3	34.6
Сеянцы II	8.2	7.1	8.7	10.9	7.45*	8.3*	51.5	44.0	42.3**

* $p < 0.01$.** $p < 0.001$.Примечание. В табл. 1–4 зоны техногенной нагрузки: *ф* – фоновая, *б* – буферная, *и* – импактная.**Таблица 2.** Морфометрические характеристики корневой системы проростков сеянцев пихты в разных зонах техногенной нагрузки

Возрастные этапы	Длина главного корня, мм			Длина боковых корней, мм			Длина всех проводящих корней, мм		
	<i>ф</i>	<i>б</i>	<i>и</i>	<i>ф</i>	<i>б</i>	<i>и</i>	<i>ф</i>	<i>б</i>	<i>и</i>
Проростки	38.5	31.4	22.8**	0.0	0.0	0.0	38.5	31.4	22.8**
Сеянцы I	45.2	41.5	41.2	4.8	7.7	35.9**	50.1	49.2	77.1*
Сеянцы II	58.3	46.5	41.5**	2.9	15.8	60.5**	61.2	62.3	102.1**

* $p < 0.01$.** $p < 0.001$.

табл. 3), так и собственно увеличения длины корней. Это не только компенсирует снижение длины главного корня, но и приводит к тому, что общая длина всех проводящих корней в условиях загрязнения достигает в конце первого и второго года жизни 154 и 167% от соответствующих фоновых значений. От проростков к 2-летним сеянцам, с июля первого до сентября второго года жизни, суммарная длина проводящих корней увели-

чивается в фоновой зоне в 1.6 раза, в буферной – в 2.0 и в импактной – в 4.5 раза. Вклад боковых корней в общую протяженность корневой системы изменяется при этом от 5 до 25–59%.

В нарушенных местообитаниях число поглощающих органов – корней, микориз и микоризных окончаний – превышает фоновые значения в 6.0–8.5 раз у проростков, в 1.5–1.7 раза у сеянцев первого года и в 2.2.–2.5 раза у сеянцев второго года жизни (рис. 2, табл. 3). В наименьшей степени изменяется в рассматриваемом ряду условий число поглощающих корней, а в наибольшей – число микоризных окончаний. Чрезвычайно большие различия по числу поглощающих органов, наблюдаемые у проростков, связаны с тем, что формирование корней и микориз в этом возрасте только начинается и, возможно, идет не синхронно в разных условиях. Различия же амплитуды варьирования признаков между 1- и 2-летними особями может свидетельствовать о том, что закономерность наращивания абсолютного числа поглощающих органов в условиях загрязнения с возрастом приобретает более выраженный характер. В ненарушенных местообитаниях число поглощающих корней, микориз и микоризных окончаний у особи практически не увеличивается на протяжении второго года жизни, в противоположность импактным, в которых наращивание числа корней и микориз в этот период происходит достаточно активно.

Из анализа данных табл. 3 и рис. 2 вытекает, что в нарушенных местообитаниях по сравнению с ненарушенными абсолютное число поглощаю-

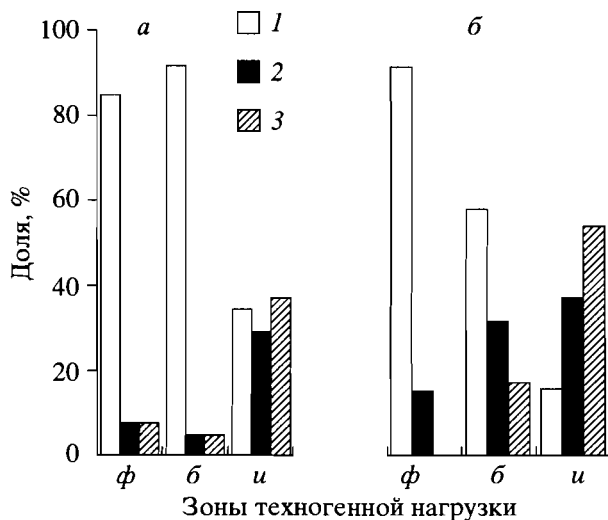


Рис. 1. Доля сеянцев пихты сибирской с отсутствием боковых проводящих корней (1), с боковыми корнями, длина которых меньше (2) или больше (3) длины главного корня в фоновой (*ф*), буферной (*б*) и импактной (*и*) зонах техногенной нагрузки: *а* – сеянцы первого, *б* – второго года жизни.

Таблица 3. Изменение числа поглощающих корней, микориз и микоризных окончаний корневой системы проростков семян пихты в разных зонах техногенной нагрузки

Возрастные этапы	Число поглощающих корней, шт. на особь			Число микориз, шт. на особь			Число микоризных окончаний, шт. на особь		
	<i>φ</i>	<i>б</i>	<i>и</i>	<i>φ</i>	<i>б</i>	<i>и</i>	<i>φ</i>	<i>б</i>	<i>и</i>
Проростки	0.6	0.7	3.5***	0.2	0.1	1.7***	0.2	0.1	1.7***
Сеянцы I	12.7	14.0	19.6**	11.4	12.7	17.1*	12.2	14.9	20.5**
Сеянцы II	13.3	15.4	29.6***	11.0	12.7	24.6***	12.2	14.1	30.8***

* $p < 0.05$.
 ** $p < 0.01$.
 *** $p < 0.001$.

Таблица 4. Плотность поглощающих органов у пихты разного возраста и подрост ели в разных зонах техногенной нагрузки (шт. на 100 мм корня)

Вид и возрастные этапы	Поглощающие корни			Микоризы			Микоризные окончания		
	<i>φ</i>	<i>б</i>	<i>и</i>	<i>φ</i>	<i>б</i>	<i>и</i>	<i>φ</i>	<i>б</i>	<i>и</i>
Проростки пихты	2.0	2.0	14.0**	0.4	0.4	6.2**	0.4	0.4	6.2**
Сеянцы пихты I	27.0	30.8	31.5	24.6	26.7	28.3	26.3	32.3	33.5
Сеянцы пихты II	22.9	26.5	34.3**	19.3	21.8	26.8*	21.5	24.1	34.5**
Подрост пихты	30.4	31.9	41.2**	28.1	26.6	36.0**	26.5	29.5	42.0**
Подрост ели	60.8	77.7**	94.3**	57.9	74.4**	80.6**	70.6	90.9**	110.8**

* $p < 0.01$.
 ** $p < 0.001$.

щих корней и микориз у 2-летних сеянцев возрастает в большей степени, чем общая протяженность корневой системы. Это связано с тем, что на импактных территориях увеличивается плотность расположения поглощающих корней на проводящих (табл. 4). В данных условиях на единице длины проводящего корня у 2-летних сеянцев пихты насчитывается на 50% больше боковых поглощающих корней, чем в фоновых леса. Для подрост пихты и ели соответствующие разности достигают 36 и 55%. Будучи относительной характеристикой частоты закладки поглощающих корней, их плотность со второго года жизни не зависит от возраста особи (рис. 3), что позволя-

ет рассматривать закономерность изменения этого признака в градиенте внешних условий как более надежную по сравнению с экологическими закономерностями изменения абсолютного числа поглощающих органов у особи.

Микоризы или микоризованные корни образуются непосредственно из поглощающих корней в результате заселения их грибами. Поэтому прежде чем перейти к анализу параметра “плотность микориз”, отметим, что интенсивность микоризации в зависимости от степени нарушенности местообитаний изменяется только у проростков пихты, составляя 19% в фоновой, 16 – в буферной и 35% – в импактной зонах нагрузки. У однолет-

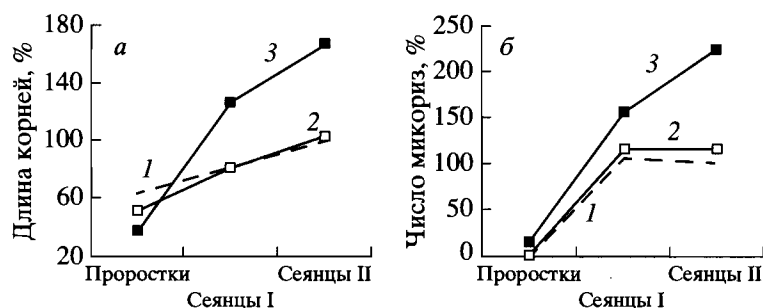


Рис. 2. Изменение общей протяженности корневой системы (а) и числа микориз у одной особи (б) в фоновой (1), буферной (2) и импактной (3) зонах техногенной нагрузки у растений разного возраста; в обоих случаях за 100% приняты значения соответствующих показателей 2-летних сеянцев в фоновой зоне.

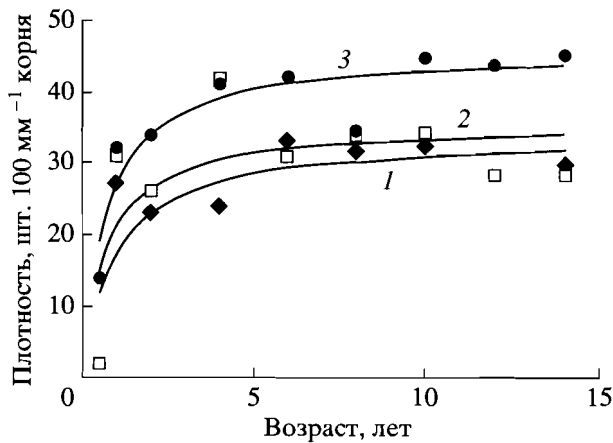


Рис. 3. Зависимость плотности поглощающих корней от возраста особей пихты в фоновой (1), буферной (2) и импактной (3) зонах техногенной нагрузки.

них семян пихты независимо от уровня загрязнения в микоризы превращается 86–91% поглощающих корней, у двухлетних семян – 78–81%, у подростка пихты – 85–97% и у подростка ели – 89–97% корней. Неудивительно поэтому, что плотность расположения микориз на проводящих корнях в градиенте загрязнения изменяется тем же образом, что и плотность поглощающих корней. По мере приближения к предпрятию плотность микориз возрастает во всех группах растений на 15–39% по сравнению с фоновыми показателями.

Анализ данных табл. 2–4 показывает, что в нарушенных условиях, по сравнению с фоновыми разность между значениями признаков “число (плотность) микоризных окончаний” и “число (плотность) микориз” оказывается существенно большей. Это означает, что помимо активизации заложения боковых проводящих и поглощающих корней, существует еще один механизм, приводящий к увеличению числа поглощающих органов у растений, произрастающих на загрязненных площадях, который связан с ветвлением микориз и формированием микоризных окончаний – терми-

нальных микоризованных ответвлений корневой системы деревьев. У растений на площадях импактной зоны образуется больше сложных микориз, включающих два и более микоризных окончаний. В среднем доля сложных микориз от их общего количества соответственно в фоновой, буферной и импактной зонах составляет у 1-летних семян пихты 5, 12 и 15% от всего числа микориз, у 2-летних семян – 7, 8 и 18%, у подростка пихты – 3, 5 и 7%, у подростка ели – 9, 8 и 13%. По мере роста уровня загрязнения во всех выборках снижается встречаемость растений, не имеющих сложных микориз (рис. 4). Не имеют сложных микориз 30–69% особей пихты из ненарушенных сообществ и не более 24% – из нарушенных, при этом просматривается тенденция уменьшения встречаемости таких особей с увеличением возраста растений – от семян первого года к подросту. Доля особей, у которых в сложных микоризах сосредоточено более четверти всех микоризных окончаний, в фоновых условиях не превышает у пихты 10 и у ели 18%, возрастая при загрязнении до 18–29 и 53% соответственно.

Таким образом, при произрастании ювенильных ели и пихты в лесах, сильно нарушенных в результате выбросов медеплавильного комбината, у них фиксируются многочисленные изменения, затрагивающие признаки общей архитектоники корневой системы и числа поглощающих органов. Совокупность наблюдаемых фактов условно можно охарактеризовать, говоря о повышении степени разветвленности подземных органов в условиях техногенного воздействия изучаемого типа, что приводит в итоге к формированию более протяженных корневых систем с большим числом физиологически активных поглощающих органов. Выявляются три “уровня”, на которых интенсифицируется ветвление: на уровне заложения боковых проводящих корней (ветвление проводящих корней), на уровне заложения поглощающих корней и на уровне заложения микоризных окончаний (ветвление микориз).



Рис. 4. Доля особей с отсутствием сложных микориз (1) и со сложными микоризами, содержащими менее 25 (2) и более 25% (3) всех микоризных окончаний в фоновой (ф), буферной (б) и импактной (и) зонах техногенной нагрузки; а – сеянцы пихты первого года, б – сеянцы пихты второго года, в – подросток пихты, г – подросток ели.

Описанные изменения в строении подземных органов в градиенте техногенной нагрузки не являются абсолютно неожиданными – подобные или близкие реакции описаны как в экспериментах с моделированием техногенных воздействий [13, 14, 21, 24, 29, 32], так и в исследованиях в ненарушенных условиях при ухудшении эдафической ситуации [16, 18, 30, 31]. Близкий спектр реакций, некоторые из которых свидетельствуют о лучшем развитии, а некоторые – о повреждении и снижении физиологической активности эктомикориз по мере роста уровня техногенной нагрузки, выявлен при изучении их анатомического строения [6].

Мы исходим из предположения, что установленные реакции прямо или косвенно связаны с обусловленным эмиссией поллютантов изменением условий существования растений. Прямое влияние на строение подземных органов, непосредственно взаимодействующих с почвой, оказывает изменение эдафических условий. Поэтому можно предположить, что наблюдаемые изменения связаны с возрастающим по мере приближения к источнику выбросов уровнем загрязнения почвы промышленными веществами – тяжелыми металлами – и обусловлены эффектами их токсического действия на организмы растений, их отдельные органы и части. Однако в норме ведущую роль в регуляции численности, темпов роста и особенностей морфологического строения семян и подростов хвойных играют взаимодействия с взрослыми деревьями и растениями напочвенного покрова [1, 16, 19, 22, 25 и др.]. В связи с этим возможно и другое предположение о причинах наблюдаемых изменений, базирующееся на придании решающего значения происходящему под влиянием техногенного воздействия изменению фитоценотического режима лесных сообществ.

Рассмотрим доводы, свидетельствующие “за” и “против” этих гипотез.

В органогенных горизонтах ближайших к источнику выбросов пробных площадей максимальные концентрации кислоторастворимых форм Cu достигают значений 6510–7970 мкг г⁻¹, Pb – 1655–1740, Cd – 16–21 мкг г⁻¹, что в 50–70, 15–18 и 3–4 раза больше соответствующих концентраций в подстилке ненарушенных лесов. Однако на площадях с наибольшим уровнем загрязнения естественное возобновление темнохвойных полностью отсутствует, а в экспериментальных посевах наблюдается полное отмирание семян к концу первого вегетационного периода [7]. Отбор материала, анализируемого в настоящей статье, осуществлен на менее загрязненных площадях, где содержание Cu в подстилке не превышало 4500 мкг г⁻¹, а Pb – 1400 мкг г⁻¹. Помимо увеличения концентраций металлов, степень биологической доступности их ионов вблизи пред-

приятия повышается вследствие происходящего подкисления почвенного раствора [8].

Повреждение корней, их апикальных меристем и нарушение роста клеток растяжением является одним из наименее специфических токсических эффектов ионов тяжелых металлов на растения [13–14, 21]. Поэтому, например, торможение роста главного корня проростков и семян в сообществах импактной зоны можно уверенно объяснить прямым влиянием токсикантов. Токсическое повреждение корней деревьев в районе наших исследований диагностируется и по ряду других признаков: по исчезновению тонких корней ели и пихты из органогенных горизонтов и снижению средней длины поглощающих корней [3, 5]. Так как заложение примордиев ростовых и поглощающих боковых корней регулируется ростовой и гормональной активностью апикальной меристемы материнского корня, можно предполагать, что интенсификация возникновения боковых корней вблизи предприятия происходит вследствие токсического повреждения точек роста главного и боковых проводящих корней. Известно, что повышенные концентрации металлов, в частности – Cu, могут вызывать возрастание частоты заложения поглощающих корней, приводя к образованию структур, напоминающих “ламповые щетки” [14].

На уровне особи повышенные концентрации тяжелых металлов в почве могут приводить как к угнетению [32], так и к усилению развития подземных органов [24, 29]. Например, семена сосны обыкновенной, на протяжении 10 мес росшие на загрязненной Cd, Pb, Zn, Sb и Cu почве, имели меньшую массу и длину проводящих корней и пониженную интенсивность микоризации по сравнению с контрольными [32]. В другом, схожем эксперименте [24] семена сосны на протяжении 3 мес выращивались на почве, загрязненной Cu и Ni: с ростом нагрузки снижалась длина главного корня и до определенного предела возрастала длина боковых корней, при этом пороговые концентрации металлов, при которых наблюдалось усиленное формирование боковых корней, совпадают с нашими оценками. В первом случае пороговые концентрации Cu и Ni (экстрагент HCl) составляли 500–600 мкг кг⁻¹ почвы (при больших нагрузках отмечалась редукция корневой системы); в нашей работе пороговые концентрации Cu, Pb и Cd (экстрагент – HNO₃) составляют 510–570 мкг кг⁻¹ почвы. По данным Н.И. Ставровой [24], выживаемость растений не снижалась до суммарных концентраций металлов порядка 1700 мкг кг⁻¹. По нашим оценкам (полевой эксперимент), лучшая выживаемость семян ели и сосны наблюдается в диапазоне суммарных концентраций Cu, Pb и Cd 420–570 мкг кг⁻¹, а при больших нагрузках выживаемость резко снижается [7]. Возможно, таким образом, что сохране-

ние способности к поддержанию роста корневой системы и к формированию достаточного числа боковых корней взамен поврежденного главного, является одним из условий выживания семян в естественных сообществах, подверженных загрязнению тяжелыми металлами.

В темнохвойных лесах ярко выражена эдификационная роль древостоя и все особенности биологии растений нижних ярусов, и их морфологические признаки в том числе зависят от взаимоотношений с взрослыми деревьями. Воздействие древостоя на особи младших генераций реализуется различными путями, главные из которых – изменение светового режима и конкуренция в подземной сфере, при этом взаимодействия “древостой – подрост” могут опосредоваться через взаимоотношения с деревьями травянистых растений [16, 25].

В нашем случае особенностями фитоценотического режима фоновых ненарушенных лесов может объясняться в целом слабое и замедленное развитие корневой системы у семян пихты, особенно очевидное при сопоставлении параметров развития корней 1- и 2-летних особей в этих условиях. В благоприятных условиях темпы роста корней пихты в несколько раз выше [12, 16]. К такому выводу позволяет прийти и анализ наших собственных данных. В сентябре 1997 г. наряду с однолетними сеянцами произрастающими в ненарушенных лесах, были собраны сеянцы того же возраста из открытого местообитания, где отсутствовали взрослые деревья и сомкнутый травянистый покров. Морфометрические характеристики этих растений следующие (в скобках приведена значимость различий с сеянцами под пологом древостоя по критерию Краскела-Уоллиса): высота 43.5 ± 1.4 мм ($p < 0.05$); побег 12.2 ± 1.1 мм ($p < 0.001$); главный корень 66.5 ± 4.4 мм ($p < 0.01$); боковые корни 101.7 ± 9.3 мм ($p < 0.001$); число поглощающих корней 46.6 ± 3.1 шт. ($p < 0.001$); число микориз 42.3 ± 3.0 шт. ($p < 0.001$); число микоризных окончаний – 50.3 ± 3.6 шт. ($p < 0.001$); доля сложных микориз – $15.5 \pm 2.2\%$ ($p < 0.01$). Таким образом, в отсутствие фитоценотического пресса побег 1-летних сеянцев развит в 2.5 раза лучше, система проводящих корней – более чем в 3 раза, число поглощающих органов в 3.5–4 раза выше. Важно отметить, что частота заложения поглощающих корней и интенсивность их микоризации в сравниваемых местообитаниях не различались, соответственно не различались и величины плотности микориз и микоризных окончаний, несмотря на большую представленность разветвленных микориз у сеянцев из открытых местообитаний.

Мы не ставили задачу выявить конкретные фитоценотические факторы, влияющие на строение изучаемых объектов. Однако можно предположить, что подавленное состояние подземных

органов сеянцев в фоновых сообществах связано в первую очередь с напряженным световым режимом. Это приводит к уменьшению продуктивности фотосинтеза и, как следствие, к недостатку ресурсов для построения подземных органов, что выражается в снижении частоты возникновения и скорости роста проводящих корней [34], уменьшении доли корневой системы в биомассе сеянцев [33, 37], снижении числа образующихся поглощающих корней и микориз [28]. В ходе техногенной деградации исходно предположительно однотипных лесных сообществ района наших исследований происходит распад древостоев и смена травянистой ассоциации с неморально-кисличной (с высокой представленностью видов широколиственных) на мохово-хвощевую [9, 10]. В нарушенных лесах можно ожидать возрастания уровня освещенности под пологом древостоев и непосредственно на поверхности почвы. Помимо этого снижение густоты древостоев и среднего диаметра деревьев сопровождается, по всей вероятности, уменьшением напряженности взаимодействия деревьев в подземной сфере. Данные обстоятельства могут способствовать усилению фиксируемых различий в строении проводящих корней и количественных параметров микоризообразования у ювенильных хвойных в зонах с разной интенсивностью нагрузки, будучи ответственными не столько за “лучший” рост корней в импактной зоне, сколько за их угнетенное состояние в фоновой. Для некоторых признаков, таких как длина главного корня и плотность расположения поглощающих корней и микориз, невозможно установить сопряженность их динамики с изменением фитоценотического режима.

Необходимо отметить, что спектр реакций разных компонентов биологических сообществ и экосистем на техногенную нагрузку, потенциально способных оказать воздействие на строение подземных органов деревьев, шире, чем только возрастание токсичности и изменение фитоценотических условий. В частности, в условиях загрязнения существенно трансформируются морфологические и физико-химические характеристики почв. Наиболее ярко это отражается в увеличении мощности лесной подстилки (1.0–1.5 см в фоновой зоне, 1.8–6.0 см – в буферной и 5.6–6.4 см – в импактной), что связано с замедлением скорости деструкции растительного опада [8, 9, 15]. Помимо этого, техногенная трансформация почв проявляется в разрушении почвенных агрегатов, обусловленном, вероятно, изменением состава почвенного поглощающего комплекса, и в изменении характера потечности гумуса, свидетельствующем о развитии процессов оглеения [15]. Совокупность данных реакций позволяет делать вывод о техногенном снижении почвенного плодородия [15], что не может не отразиться на состоянии подземных органов растений: общая за-

кономерность активизации развития корней деревьев при ухудшении эдафических условий известна давно [26] и неоднократно подтверждена [18–20, 27]. В отношении эктомикориз эта закономерность подтверждается ослаблением микоризообразования при обогащении субстратов биогенными элементами, преимущественно, азотом [17, 30, 31]; следует, однако, отметить, что существует достаточное число данных, свидетельствующих об отсутствии однозначной негативной корреляции между уровнем снабжения минеральными веществами и микоризообразованием [35, 36, 38].

Таким образом, исследуемый экологический градиент является комплексным – в нем одновременно изменяются значения многих экологических факторов, способных влиять на морфогенез подземных органов деревьев. Это приводит к невозможности строгого и однозначного разделения эффектов прямых токсических воздействий и опосредованных воздействий через изменение других компонентов экосистем на морфологические параметры корневых систем и микоризообразование ювенильных растений.

Завершая обсуждение возможных механизмов, регулирующих морфогенез и развитие подземных органов у сеянцев и подроста, отметим, что в любом случае наблюдаемые реакции можно интерпретировать как адаптивные, направленные на повышение эффективности работы корневой системы. Принимая, что ведущим внешним фактором является повышение токсичности почвы, наращивание длины проводящих корней и увеличение числа поглощающих структур можно трактовать как: 1) "...стремление обезвредить избыточное количество тяжелых металлов, токсичное для них (растений – Д.В. Веселкин), увеличивая объем корневой системы, в которой эти элементы преимущественно накапливаются" [24, с. 128], 2) реакции, направленные на компенсацию снижения эффективности работы корней, происходящей из-за их токсического повреждения. Если действующим фактором является снижение почвенного плодородия, то наблюдаемые реакции – это "попытка" сохранить прежний уровень эффективности работы поглощающих органов в условиях уменьшения во внешней среде концентрации необходимых ресурсов путем экстенсивного наращивания массы корней и микориз.

Заключение. В нарушенных выбросами медеплавильного производства лесах у сеянцев и подроста темнохвойных деревьев повышается степень развитости подземных органов. Это обнаруживается при анализе общей архитектоники корневых систем и выражается в возрастании частоты закладки новых проводящих и поглощающих корней. Другим способом повышения разветвленности подземных органов является активизация ветвления эктомикориз – собственно по-

глощающих органов. В результате в нарушенных лесах у ювенильных пихт и елей формируются более протяженные корневые системы, имеющие большее число поглощающих органов, чем у растений из фоновых местообитаний. Использование описательный подход не позволяет однозначно связать изменения подземных органов с прямыми или косвенными эффектами промышленного воздействия. Поэтому описанные реакции можно определить как неспецифические, возникающие под воздействием широкого круга экологических факторов, приводящих к пессимизации эдафических условий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анализ структуры древесных ценозов / Под ред. Киреева Д.М. Новосибирск: Наука, 1985. 94 с.
2. Брындина Е.В. Действие выбросов медеплавильного завода на сообщества ксилотрофных базидиомицетов южной тайги // Сиб. экологический журн. 2000. Т. 7. № 6. С. 679–684.
3. Веселкин Д.В. Распределение тонких корней хвойных деревьев по почвенному профилю в условиях загрязнения выбросами медеплавильного производства // Экология. 2002. № 4. С. 250–253.
4. Веселкин Д.В. Строение и микоризация корней сеянцев ели и пихты при изменении почвенного субстрата // Лесоведение. 2002. № 3. С. 12–17.
5. Веселкин Д.В. Снижение длины поглощающих корней ели сибирской и пихты сибирской в условиях загрязнения тяжелыми металлами и SO₂ // Лесоведение. 2003. № 3. С. 65–68.
6. Веселкин Д.В. Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината // Экология. 2004. № 2. С. 90–98.
7. Веселкин Д.В. Изменение численности всходов и подроста *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb. в темнохвойных южнотаежных лесах в условиях загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (Свердловская область) // Растительные ресурсы. 2004. Т. 40. Вып. 1. С. 28–39.
8. Воробейчик Е.Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. № 4. С. 278–284.
9. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
10. Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимость доза – эффект // Экология. 1994. № 3. С. 31–43.
11. Гольдберг И.Л. Изменение мохового покрова южнотаежных темнохвойных лесов в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1997. № 6. С. 468–470.
12. Ерошкин К.И. О взаимосвязи форм микоризных окончаний у хвойных // Микориза растений. Пермь: Перм. пед. ин-т., 1979. С. 61–76.

13. Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва – растения. Новосибирск: Наука, 1991. 149 с.
14. Кабата-Пендиас А., Пендиас Г. Микроэлементы в почвах и растениях. Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 439 с.
15. Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л. Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.
16. Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 336 с.
17. Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.
18. Наквасина Е.Н. Влияние уровня дополнительного минерального питания на качество посадочного материала ели // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л.: Ленингр. лесотехн. акад., 1983. С. 90–93.
19. Орлов А.Я., Кошельков С.П., Осипов В.В., Соколов А.А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука, 1974. 231 с.
20. Поликарпов Н.П. Формирование сосновых молодых на концентрированных вырубках. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 171 с.
21. Растения в экстремальных условиях минерального питания: эколого-физиологические исследования / Под ред. Школьника М.Я. и др. Л.: Наука, 1983. 176 с.
22. Санников С.Н., Санникова Н.С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М.: Наука, 1985. 152 с.
23. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
24. Ставрова Н.И. Влияние атмосферного загрязнения на возобновление хвойных пород // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 121–144.
25. Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Под ред. В.Г. Карпова. Л.: Наука, 1973. 311 с.
26. Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1955. 599 с.
27. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 762 с.
28. Шемаханова Н.М. Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.
29. Ahonen-Jonnarth U., Finlay R.D. Effects of elevated nickel and cadmium concentrations on growth and nutrient uptake of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* seedlings // Plant and Soil. 2001. V. 236. № 2. P. 129–138.
30. Bobbink R., Lamers L. Effects of increased nitrogen deposition // Air pollution and plant life. Second ed / Eds. Bell J.N.B. et al. Chichester: John Wiley & Sons, 2002. P. 201–235.
31. Brunner I., Brodbeck S. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources // Environ. Poll. 2001. V. 114. № 2. P. 223–233.
32. Hartley J., Cairney J.W.G., Freestone P., Woods C., Meharg A.A. The effects of multiple metal contamination on ectomycorrhizal Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings // Environ. Poll. 1999. V. 106. № 3. P. 413–424.
33. Khan S.R., Rose R., Haase D.L., Sabin T.E. Effects of shade on morphology, chlorophyll concentration, and chlorophyll fluorescence of four Pacific Northwest conifer species // New Forests. 2000. V. 19. № 2. P. 171–186.
34. Noland T.L., Mohammed G.H., Scott M. The dependence of root growth potential on light level, photosynthetic rate, and root starch content in jack pine seedlings // New Forests. 1996. V. 13. № 1–3. P. 105–119.
35. Rygielwicz P.T., Johnson M.G., Ganio L.M., Tingey D.T., Storm M.J. Lifetime and temporal occurrence of ectomycorrhizae on ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Laws.) seedlings grown under varied atmospheric CO₂ and nitrogen levels // Plant and Soil. 1997. V. 189. № 2. P. 275–287.
36. Tingey D.T., Phillips D.L., Johnson M.G., Storm M.J., Ball J.T. Effects of elevated CO₂ and N fertilization on fine root dynamics and fungal growth in seedling *Pinus ponderosa* // Environ. and Experiment. Bot. 1997. V. 37. № 2–3. P. 73–83.
37. Van Hees A.F.M., Clerckx A.P.P.M. Shading and root-shoot relation in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech // For. Ecol. Manag. 2003. V. 176. № 1–3. P. 439–448.
38. Walker R.F., Geisinger D.R., Johnson D.W., Ball J.T. Atmospheric CO₂ enrichment and soil N fertility effects on juvenile ponderosa pine: growth, ectomycorrhizal development, and xylem water potential // For. Ecol. Manag. 1998. V. 102. № 1. P. 33–44.

Morphology of Root Systems and Mycorrhiza Formation in Fir and Spruce Seedlings under the Influence of Emissions from a Copper-Smelting Plant

D. V. Veselkin

The morphology of root systems and formation of mycorrhiza in fir (*Abies sibirica* Ledeb.) and spruce (*Picea obovata* Ledeb.) seedlings were studied in conditions of technogenic heavy metal (Cd, Cu, Zn, and Pb) and SO₂ pollution of southern taiga natural ecosystems (the Middle Urals). In the polluted environment, the development of the main root in seedlings was oppressed, but the growth of lateral conducting roots was activated. At the same time, the absolute (the number of plant structures) and relative (the number of structures per 100 mm of conducting roots) number of absorbing organs (roots, mycorrhizas, and mycorrhiza tips) increased. The reasons for the branching of underground organs (roots and mycorrhiza) were related to both direct technogenic effects (elevated toxicity of soils) and indirect (changes in the phytocenotic regime of forest communities) ones.