

УДК 631.41:630*181

СВЯЗЬ МЕЖДУ АГРОХИМИЧЕСКИМИ СВОЙСТВАМИ ПОЧВ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ЛЕСОВ И СТРОЕНИЕМ ЭКТОМИКОРИЗ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ*

© 2013 г. Д.В. Веселкин, С.Ю. Кайгородова

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, Россия
E-mail: denis_v@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 01.04.2013 г.

Изучена связь между строением эктомикориз (эктомикоризных корней) *Pinus sylvestris* и агрохимическими свойствами почв в урбанизированных лесах. Исследования проведены на 12 пробных площадях, расположенных на территории г. Екатеринбург и в его окрестностях. Установлена отрицательная зависимость между развитием грибного компонента эктомикориз и содержанием доступных для растений форм азота в почвах.

Ключевые слова: строение эктомикориз, сосна обыкновенная, урбанизированные леса, агрохимические свойства почв.

ВВЕДЕНИЕ

Проблемы рационального использования и управления урбанизированными лесами имеют большое фундаментальное и практическое значение [1, 2], свидетельством чему является возрастающий поток публикаций по этой тематике. Для обоснования схем пользования и нормирования антропогенных нагрузок на лесные экосистемы необходимы знания о механизмах, ответственных за обеспечение устойчивости или, напротив, чувствительности разных компонентов урбанизированных лесов в условиях естественных и антропогенных пессимумов. Учитывая, что такие важнейшие механизмы реализуются на уровне взаимодействия в системе почва–растения, важно представлять, в каком направлении, как глубоко и насколько обратимо антропогенные изменения почв влияют на жизненное состояние, продуктивность и возможность возобновления основных ценозообразователей – древесных растений.

Цель работы – исследование взаимосвязи между агрохимическими свойствами почв урбанизи-

рованных лесов и состоянием эктомикориз (эктомикоризных корней) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в исходно естественных насаждениях. Эта задача актуальна, по мнению авторов, в силу нескольких групп обстоятельств.

Прежде всего, эктомикоризный симбиоз считается очень значимым приспособлением хвойных для преодоления дефицита элементов минерального питания, задействованным как на уровне отдельных деревьев, так и экосистем [3, 4]. Формирование эктомикориз важно для таких экосистемных процессов, как определение структуры первичной и вторичной продуктивности фитоценозов, устойчивости растений к патогенным агентам, активности почвенного дыхания и структуры почвенного микробоценоза.

Второе обстоятельство заключается в том, что при значительности накопленной информации об особенностях микоризообразования в зависимости от антропогенно обусловленных изменений химических свойств почв или субстратов, последствия урбанизации, особенно такой ее составляющей, как рекреационные нагрузки, исследованы недостаточно. В некоторых работах внимание уделено анализу видового состава микоризных грибов в условиях вытаптывания или городских местообитаний [5, 6]. В других случаях представлена оценка урожая плодовых тел или биомассы и

* Работа выполнена при поддержке Интеграционного проекта УрО РАН (12-И-4-2057), руководителями и авторами идеи которого являются д-р биол. наук С.А. Шавнин (БС УрО РАН) и д-р биол. наук Е.Л. Воробейчик (ИЭРиЖ УрО РАН).

качественного состава мицелия базидиомицетов в зависимости от уровня рекреационных нагрузок [7–10]. Относительно собственно эктомикориз, т. е. эктомикоризных корней, в условиях городских местообитаний известны преимущественно сведения об их микроморфологическом разнообразии [11–13] и в меньшей степени – оценки успешности формирования и внутреннего строения [14].

Анализ взаимосвязей между почвенными характеристиками урбанизированных лесов и строением эктомикориз представляется обоснованным, т. к. может способствовать лучшему пониманию причин деградации лесов в городских местообитаниях.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Участки и пробные площади. Работы проведены на 12 постоянных пробных площадях, расположенных по 3 площади на 4-х участках, 2 из которых находились в г. Екатеринбург, 2 – за городом (рис. 1). В силу этого пробные площади альтернативно различаются набором действующих антропогенных факторов, которые обозначены как “урбанизация” и “рекреационная нагрузка”. Осознавая, что рекреационные воздействия являются частью комплексного фактора урбанизации, авторы посчитали возможным использование предложенной схемы разделения факторов в силу следующих обстоятельств. На одном из участков в черте города (территория дендрария Ботанического сада УрО РАН) в силу заповедного режима (запрета посещения) действовал только один фактор – урбанизация или комплексное воздействие городской среды, составляющими которой являются в первую очередь разные формы загрязнения: химическое (аэротехногенное), физическое, биологическое. На другом городском участке (лесопарке в непосредственной близости от дендрария) к действию общего фактора урбанизации добавлялись прямые эффекты рекреационных воздействий. Участок, на котором выражено рекреационное воздействие, а фактор урбанизации не выражен, и атмосферное загрязнение присутствует только на уровне регионального фона, расположен в 10 км от Екатеринбурга. Контрольный участок, на котором не были выражены ни урбанизация, ни рекреационные нагрузки, а уровень атмосферного загрязнения соответствовал региональному фону, также был расположен в 10 км от Екатеринбурга.

Изученные насаждения были представлены спелыми высокополнотными древостоями сосны 120–140-летнего возраста II–III классов бонитета

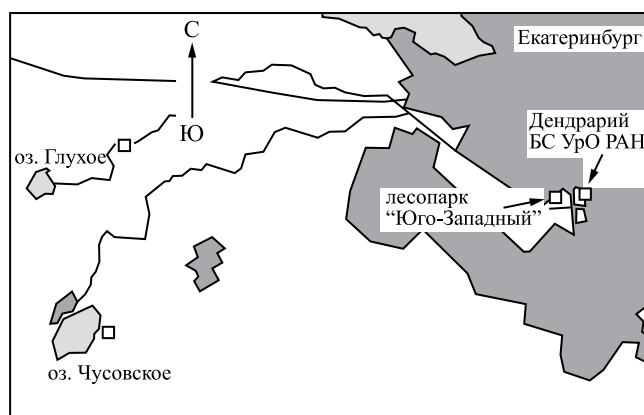


Рис. 1. Схема расположения участков (отмечены квадратами).

со средней высотой 25–30 м и средним диаметром 36–48 см. По основным таксационным характеристикам древостои всех участков однородны [15], как и по основным почвенным характеристикам. В урбанизированных лесах заметно трансформирован травяно-кустарничковый ярус, ярус подлеска и подрост деревьев [16, 17].

Сбор материала – выкопка корневых мочек сосны с корнями последнего порядка и отбор образцов почв – выполнен в августе–октябре 2009 г.

Почвенный покров и агрохимические свойства почв. Общая характеристика почвенного покрова дана в результате описания почвенных разрезов, заложенных по одному на каждой площади. В почвенных образцах, отобранных из 3-х верхних горизонтов (лесной подстилки, гумусово-аккумулятивного и подгумусовых), определены: кислотность (pH_{H_2O} , гидролитическая), содержание обменных оснований (Ca^{2+} , Mg^{2+} , $Ca^{2+} + Mg^{2+}$, степень насыщенности основаниями) и элементов минерального питания (подвижные соединения калия, фосфора, легкогидролизующий азот, нитраты). На каждой площади выполнено по одному измерению из каждого горизонта. Все измерения выполнены в лаборатории экотоксикологии популяций и сообществ ИЭРиЖ УрО РАН, аккредитованной в системе аналитических лабораторий (аттестат РОСС.RU0001.515630). Легкогидролизующий азот определен в вытяжке Тюрина–Кононовой (0.5 н. H_2SO_4) [18] методом высокотемпературного сжигания в токе кислорода на автоматическом анализаторе Multi N/C (фирма Analytic-Jena AG, Германия), остальные параметры определены в соответствии с ГОСТами.

Эктомикоризы. Отбирали по 10 проб из гумусово-аккумулятивного горизонта на каждой площади (всего 120 проб). Размещение точек отбора проб случайное. Пробы фиксировали в

4%-ном растворе формалина. Строение эктомикориз исследовали на тонких (10 мкм) срезах 1200 корней сосны последнего порядка при увеличении 200–450 раз без предварительного окрашивания. На каждом срезе фиксировали встречаемость или отсутствие грибного чехла и его подтип [19], размеры собственно корня и чехла в эктомикоризном окончании. В результате получены оценки параметров 3-х групп: 1 – разнообразие грибных чехлов – количество подтипов, соотношение их групп, индексы разнообразия; 2 – характеристики функциональной активности эктомикоризных грибов – доля заселенных грибами корней последнего порядка (активность микоризообразования), толщина и парциальный объем грибного чехла [20]; 3 – характеристики жизнеспособности корней (тургор корней).

Статистический анализ. Значимость эффектов разных форм антропогенного воздействия на агрохимические свойства почв и признаки строения эктомикориз оценивали, используя двухфакторный дисперсионный анализ, учетной единицей при проведении которого была величина признака на одной площади ($n = 12$). При исследовании взаимосвязи между агрохимическими свойствами почв и трансформацией эктомикориз использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Почвенный покров и агрохимические свойства почв. Почвенный покров исследованных участков был представлен средне- и слабокаменистыми типичными и оподзоленными буроземами, сформированными в условиях хорошего дренажа. Оценки плотности гумусовых горизонтов ненарушенных выделов на всех площадях были близкими (0.77–0.85 г/см³). Под влиянием вытаптывания плотность верхних горизонтов закономерно повышалась в 1.2–1.5 раза (до 0.95–1.10 г/см³), подстилки и гумусовые горизонты выбивались и эродировались. В городских лесах отмечено снижение мощности подстилки в 1.5–1.8 раза по сравнению с участком с региональным уровнем атмосферного загрязнения без рекреационных нагрузок.

Основные установленные различия агрохимических свойств почв сводились к различиям между урбанизированными и неурбанизированными почвами (табл. 1). В городских лесах, по сравнению с загородными, происходило подщелачивание верхних горизонтов на 0.2–0.5 ед. рН и накопление обменных оснований. Почвенный поглощающий комплекс в городе был насыщен в основном кальцием, и общая степень насыщения ($Ca^{2+} + Mg^{2+}$) достигала 40–65% по сравнению

Таблица 1. Агрохимические свойства почв при разных комбинациях антропогенных воздействий (интервалы величин на пробных площадях)

Характеристика	Почвенный горизонт	Комбинации воздействий			
		урбанизация не выражена		урбанизация выражена	
		рекреационные нагрузки не выражены	рекреационные нагрузки выражены	рекреационные нагрузки не выражены	рекреационные нагрузки выражены
рН _{H₂O}	A0	5.17–5.37	5.02–5.50	5.45–5.94	5.52–5.89
	A1	5.36–5.70	5.36–5.62	5.42–5.84	5.67–5.72
Насыщенность основаниями, %	A0	22–40	21–22	47–55	44–68
	A1	27–54	33–57	37–52	37–77
Обменные основания ($Ca^{2+} + Mg^{2+}$), мг-экв/100 г	A0	13.5–33.0	16.0–18.8	20.0–35.0	20.5–48.0
	A1	6.5–10.0	8.3–17.5	11.0–13.5	12.3–14.5
K ₂ O, мг/100 г	A0	131–217	64–66	90–123	116–366
	A1	9–12	6–14	9–13	6–13
P ₂ O ₅ , мг/100 г	A0	35.0–40.0	15.0–20.0	15.0–25.0	35.0–51.9
	A1	7.5–12.5	1.0–14.5	2.4–2.6	3.8–10.0
Легкогидролизуемый азот, мг/100 г	A0	19.9–24.8	11.9–13.3	29.1–32.2	31.9–55.3
	A1	5.3–6.9	3.3–4.4	5.2–6.0	5.8–8.1

с 25–45% на загородных участках. Из элементов минерального питания существенно трансформировалось только содержание азота; количество калия и фосфора не изменялось ни в связи с фактором урбанизации, ни в связи с фактором рекреации. Однако содержание легкогидролизуемых форм азота существенно увеличивалось в условиях урбанизации: примерно в 2 раза в подстилке (от 11–22 на загородных участках до 25–45 мг/100 г почвы в городских лесах) и примерно в 1.3 раза в гумусовом горизонте (от 3–6 на загородных участках до 5–7 мг/100 г почвы в условиях урбанизации).

Таким образом, трансформация исходно кислых лесных южно-таежных почв под воздействием урбанизации происходила довольно типично. Эффекты подщелачивания, насыщения обменного комплекса кальцием, увеличения обменной емкости и обогащения элементами питания ранее неоднократно показаны для урбанизированных почв [21–24]. Наиболее значительным результатом представляется увеличение содержания в почвах урбанизированных лесов подвижных форм азота. Это свидетельствовало о неспособности фитоценозов полностью использовать или контролировать (иммобилизовать) ресурсы биогенных элементов местообитаний в городских условиях. Такая ситуация в соответствии с “гипотезой не востребуемых ресурсов” (Davis et al., 2000; цит. по [25]) является одним из условий повышенной инвазibility растительных сообществ, т. е. может быть достаточным условием для открытости сообществ адвентивным видам-вселенцам, что и зафиксировано на всех городских участках, независимо от выраженности рекреации [17].

Эктомикоризы сосны. Не установлено какой-либо зависимости активности микоризообразования и признаков, характеризующих функциональную активность эктомикоризных грибов в эктомикоризах (табл. 2), а также признаков разнообразия грибных чехлов и признаков, коррелирующих с жизненностью корня [26], в связи с комбинацией исследованных форм антропогенного воздействия. На всех участках, независимо от того, находятся они в городском окружении или за городом, подвергаются рекреационным нагрузкам или нет, от 80 до 95%, а чаще 85–90% корней сосны последнего порядка были заселены эктомикоризными грибами, т. е. несли на поверхности грибные чехлы разного анатомического сложения и толщины. При этом средняя толщина чехлов варьировала на разных площадях от 15 до 22 мкм, составляя, как правило, 17–20 мкм, а относительный вклад чехлов в формирование общего объема эктомикориз (парциальный объем) варьировал от 18 до 25%, составляя, как правило, 19–21%. На городских и загородных, вытаптываемых и не вытаптываемых участках не различались ни наборы грибных чехлов, ни соотношение количества микориз с чехлами разного анатомического сложения [26].

Таким образом, в изученных насаждениях у сосны микоризообразование не являлось критичным или чувствительным процессом. Эти результаты неожиданны, т. к. обычно в градиентах факторов среды, как искусственных, так и естественных, регистрируются какие-либо реакции изменения строения эктомикориз – их структурного разнообразия [13, 27] или признаков микроморфологического строения и размеров [20, 28–30]. Отсутствие какой-либо зависимости признаков микоризообразования от выраженности 2-х форм антропогенного пресса можно рассматривать как

Таблица 2. Характеристики микоризообразования у *Pinus sylvestris* при разных комбинациях антропогенных воздействий (интервалы величин на пробных площадях)

Характеристика	Комбинации воздействий			
	урбанизация не выражена		урбанизация выражена	
	рекреационные нагрузки не выражены	рекреационные нагрузки выражены	рекреационные нагрузки не выражены	рекреационные нагрузки выражены
Активность микоризообразования, %	80–91	86–95	79–95	85–90
Средняя толщина чехлов, мкм	16–18	19–21	17–22	15–20
Парциальный объем чехлов в эктомикоризных корнях, %	19–20	21–25	19–22	18–20
Парциальный объем чехлов в корнях последнего порядка, %	15–18	19–21	17–19	15–18

Таблица 3. Связь между агрохимическими характеристиками гумусовых горизонтов на пробных площадях и характеристиками микоризообразования у *Pinus sylvestris*

Почвенная характеристика	Характеристика микоризообразования							
	активность микоризообразования		средняя толщина чехлов		парциальный объем чехлов в эктомикоризных корнях		парциальный объем чехлов в корнях последнего порядка	
	r_s	P^*	r_s	P	r_s	P	r_s	P
pH _{H₂O}	-0.51	0.092	+0.16	0.617	-0.02	0.940	-0.37	0.230
Насыщенность основаниями	+0.34	0.276	+0.22	0.499	+0.03	0.914	-0.03	0.914
Содержание обменных оснований	+0.20	0.527	+0.28	0.379	+0.24	0.443	+0.24	0.443
K ₂ O	-0.35	0.265	-0.08	0.812	-0.01	0.966	-0.25	0.430
P ₂ O ₅	-0.09	0.777	-0.48	0.115	-0.41	0.191	-0.37	0.236
легкогидролизуемого азота	-0.48	0.118	-0.45	0.145	-0.66	0.019	-0.79	0.002

* P – уровень значимости r_s .

свидетельство важности этого процесса для лесных деревьев и лесных ценозов и наличия каких-то компенсационных или защитных механизмов, обеспечивающих его стабильность в достаточно контрастных условиях изученных участков.

Связь между агрохимическими свойствами почв и строением эктомикориз. Подтверждая базовые представления о значительной роли эктомикоризного симбиоза в цикле азота лесных экосистем [31, 32], средние характеристики микоризообразования на пробных площадях оказались коррелятивно связаны только с содержанием подвижных форм азота в почве (табл. 3). Ни кислотность почв, ни содержание обменных оснований, ни содержание подвижных соединений калия и фосфора не были связаны с какими-либо характеристиками успешности формирования микориз. Лишь с ростом обеспеченности подвижными соединениями азота происходило уменьшение 2-х характеристик микоризообразования – среднего парциального объема чехлов в пересчете только на эктомикоризные корни или на все корни последнего порядка (рис. 2). Подобную коррелятивную зависимость можно интерпретировать следующим образом: чем менее напряженным является режим снабжения фитоценоза азотом, тем меньший объем поглощающих органов сосны формируется грибными симбионтами. Другими словами, описанную закономерность можно считать полученным *in situ* доказательством снижения за-

висимости фитобионта от микобионта при улучшении уровня обеспеченности азотом.

Следует отметить, что последняя из представленных в табл. 2, 3 и на рис. 2 характеристик микоризообразования – средняя доля объема чехлов или парциальный объем в пересчете на все корни последнего порядка (d') – вводится в настоящей работе впервые. Ранее авторы использовали показатель среднего парциального объема чехлов в пересчете только на эктомикоризные корни (d), например, [20]. Показатель d' определяется выражением $d' = d \times p_{\text{мыс}}$, где $p_{\text{мыс}}$ – доля микоризных корней, т. е. активность микоризообразования. Этот показатель интегрально описывает структурный вклад грибных чехлов в создание объема поглощающих органов. Он аккумулирует величины по меньшей мере 3-х признаков: 1 – активности микоризообразования, 2 – абсолютных размеров (толщины) грибных чехлов в эктомикоризах, 3 – соотношения абсолютных размеров корней деревьев и грибных чехлов в эктомикоризах. При этом каждый из этих базовых признаков отрицательно, но не обязательно значимо, связан с содержанием легкогидролизуемого азота (рис. 2). Это свидетельствует о том, что показатель d' адекватно агрегирует однонаправленные реакции частных признаков, описывающих формирование микориз у сосны в ответ на изменение почвенных условий.

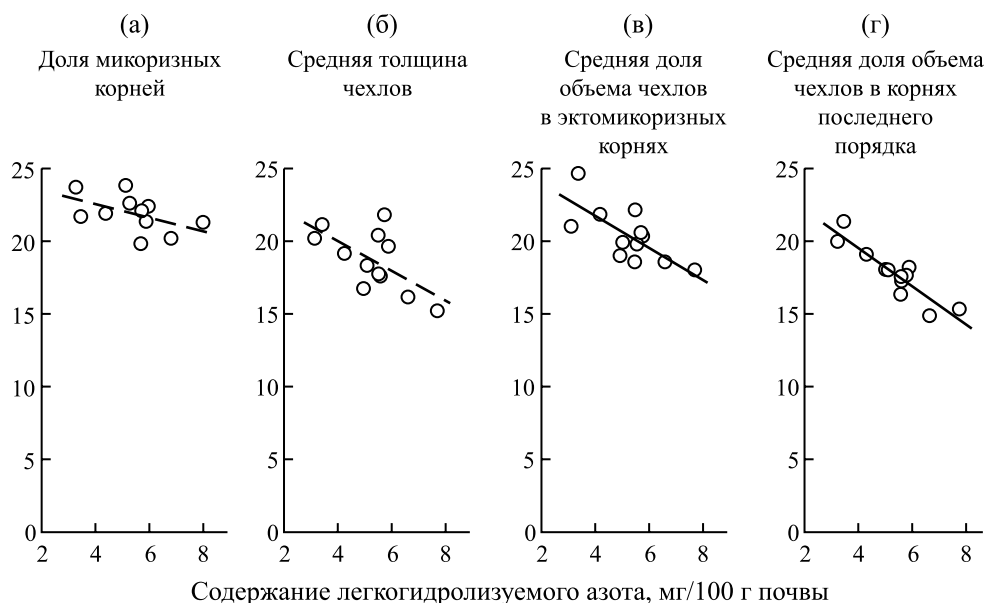


Рис. 2. Отрицательная связь между содержанием подвижных соединений азота в гумусовом горизонте почв и характеристиками микоризообразования у *Pinus sylvestris*: (а) – активность микоризообразования, (б) – средняя толщина чехлов, (в) – средний парциальный объем чехлов в эктомикоризных корнях, (г) – средний парциальный объем чехлов в корнях последнего порядка.

Установленное снижение развития грибного компонента эктомикориз при увеличении содержания доступных форм азота соответствует представлениям об эктомикоризном симбиозе как о приспособлении, преимущественно направленном на оптимизацию азотного питания деревьев [31, 32]. При сверхоптимальном снабжении азотом микоризообразование угнетается как в экспериментальных условиях [33, 34], так и в естественных. В последнем случае показано снижение продукции плодовых тел [32, 35] и почвенного мицелия [31] или снижение активности микоризообразования [36, 37], при этом общее количество мицелия грибов далеко не обязательно снижается при удобрении лесов [10]. По оценке авторов данной работы, в урбанизированных лесах негативные эффекты высокой доступности азота для грибного компонента эктомикориз могут быть установлены с использованием группы признаков, описывающих микроморфологическое строение эктомикориз. Ранее для этих признаков такая возможность не была продемонстрирована. В методически близкой к настоящей статье работе эстонских исследователей [38] не было найдено существенной зависимости между показателями почвенного плодородия и средней долей объема чехлов в эктомикоризных корнях *Picea abies* (L.) Karst., возможно, потому что авторы ограничились анализом естественных, не нарушенных лесов и в силу этого не смогли проанализировать

достаточно протяженного и контрастного градиента почвенных условий.

Наблюдения, подобные перечисленным выше, обычно интерпретируются в русле представления о том, что повышение содержания азота в почве является причиной снижения тесноты микоризных связей. Для объяснения таких эффектов привлекаются соображения о физиологической сопряженности потоков углеродсодержащих соединений (продуктов фотосинтеза) и фосфор- и азотсодержащих соединений (продуктов метаболизма элементов минерального питания) в процессах обмена между симбионтами [39, 40]. Но такая интерпретация не исчерпывает возможных причинно-следственных связей в системе почвенный азот–микоризы. Нельзя исключить, что нарушения сообществ эктомикоризных грибов могут быть причиной, а не следствием повышения почвенного пула легкогидролизуемого азота. В бореальных лесах и лесах умеренной зоны эктомикоризные грибы – это доминирующий компонент микробной биоты почв с ежегодной продукцией от 20–40 до 100–200 г/м²/год и долей в дыхании почвенных микроорганизмов до 50% [41]. Эктомикоризные грибы, их свободный почвенный мицелий и мицелий в составе эктомикоризных корней являются важным депо азота в таежных экосистемах [32]. Можно допустить, что повышение содержания подвижных форм азота в почве может быть следствием негативных изменений в сообществах эктомикоризных грибов в условиях

урбанизации, таких как отмирание и снижение массы мицелия. Другими словами, увеличение содержания свободных азотных соединений в почве вполне можно рассматривать как результат ослабления контроля со стороны эктомикоризных грибов над почвенным пулом биогенов. Несмотря на то, что первая точка зрения – о реакции со стороны микориз как следствии изменения азотного режима почв – поддерживается относительно большим количеством свидетельств, выбор адекватной интерпретации из двух предложенных должен, по мнению авторов, опираться на дополнительные исследования, по-видимому, экспериментальные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Влияние урбанизации – комплексного фактора, связанного со спецификой экологических условий, создающихся на территории крупного промышленного города, – приводит к изменению агрохимических свойств верхних почвенных горизонтов сосновых лесов. Основные эффекты урбанизации заключаются в подщелачивании, накоплении обменных оснований и существенном увеличении содержания легкогидролизуемых форм азота. Эти изменения не связаны с выраженностью рекреационных нагрузок, которые приводят только к увеличению плотности почвы и изменению ее морфологических характеристик.

Успешность формирования и признаки строения эктомикориз сосны обыкновенной в исследовании авторов оказались не связаны ни с фактором урбанизации, ни с фактором рекреационных нагрузок. Однако установлена значимая отрицательная коррелятивная связь между развитием грибного компонента эктомикориз и содержанием доступных для растений форм азота в почвах. Этот результат важен в нескольких отношениях. Во-первых, он обладает значительной самостоятельной фундаментальной ценностью, т. к. подтверждает справедливость ключевого значения азотного режима почв для регуляции уровня развития эктомикоризных ассоциаций. Во-вторых, этот результат является новым, т. к. он получен в естественных (не моделируемых) условиях с использованием таких физиологически интерпретируемых признаков микоризообразования, для которых ранее связь с почвенным плодородием не была продемонстрирована. В-третьих, сопоставление двух основных заключений – об обогащении почв урбанизованных лесов подвижным азотом и об отрицательной связи этого обогащения с развитием грибов в эктомикори-

зах – позволяет прогнозировать принципиальную доказуемость значимых эффектов урбанизации на строение эктомикориз при условии наращивания исследовательских усилий, например, увеличения количества обследуемых участков или увеличения точности оценок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Рысин Л.П., Рысин С.Л. Перспективы развития урболесоведения в России // Вестн. МГУЛ – Лесной вестн. 2007. № 4. С. 45–49.
2. Рысин С.Л., Рысин Л.П. О необходимости разработки концепции рекреационного лесопользования на урбанизованных территориях // Вестн. МГУЛ – Лесной вестн. 2011. № 4. С. 129–138.
3. Harley J.L., Smith S.E. Mycorrhizal symbiosis. L.; N.Y.: Acad. Press, 1983. 483 p.
4. Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 115 с.
5. Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 223 с.
6. Переведенцева Л.Г., Шилкова Т.А. Агарикоидные грибы лесопарковой зоны г. Перми // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2008. № 9. С. 8–10.
7. Шубин В.И., Предтеченская О.О. Влияние вытаптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных. I. Урожай и биомасса мицелия макромицетов // Микол. и фитопатол. 1996. Т. 30. Вып. 5–6. С. 45–50.
8. Шубин В.И., Предтеченская О.О. Влияние вытаптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных // Миколол. и фитопатол. 1997. Т. 31. Вып. 3. С. 54–60.
9. Шубин В.И. Сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны // Грибные сообщества лесных экосистем: Мат-лы коорд. исследований / Под ред. Стороженко В.Г., Крутова В.И. М.–Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 181–206.
10. Предтеченская О.О. Характер изменения обилия почвенного мицелия грибов при различных видах антропогенного воздействия // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 2 / Под ред. Стороженко В.Г., Крутова В.И. М.–Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 162–176.
11. Danielson R.M., Pruden M. The ectomycorrhizal status of urban spruce // Mycologia. 1989. V. 81. № 3. P. 335–341.
12. Gaper J. The classification of ectotrophic mycorrhizas on *Betula verrucosa* in the urban area // Ecol. and appl. aspects of ecto- and endomycorrhizal assoc. Praha, 1989. Pt. 1. P. 145–149.

13. *Веселкин Д.В.* Влияние загрязнения различных типов на разнообразие эктомикориз *Pinus sylvestris* // Микол. и фитопатол. 2006. Т. 40. Вып. 2. С. 122–132.
14. *Зайцев Г.А., Веселкин Д.В.* Масса, жизнность и микоризация тонких корней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях нефтехимического загрязнения // Лесное образование, наука и хозяйство. Сб. докл. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию Уфимского лесхоза-техникума. Уфа: РИО РУНМЦ МО РБ, 2003. С. 159–163.
15. *Шавнин С.А., Галако В.А., Менщиков С.Л., Влащенко В.Э., Марущак В.Н.* Лесоводственно-таксационная оценка экологического состояния лесов в условиях рекреации и техногенного загрязнения // Изв. Оренбург. гос. аграрн. ун-та. 2010. № 3 (27). С. 37–40.
16. *Толкач О.В., Добротворская О.Е.* Состояние возобновления в зеленых зонах г. Екатеринбурга // Изв. Самар. НЦ РАН. 2011. Т. 13. № 1 (4). С. 919–921.
17. *Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Шавнин С.А.* Изменение структуры напочвенного покрова сосновых лесов в условиях крупного промышленного города // Изв. Оренбург. гос. аграрн. ун-та. 2012. Т. 5. № 37. С. 218–221.
18. Практикум по агрохимии: учеб. пособ. / Под ред. Минеева В.Г. М.: Изд-во МГУ, 2001. 689 с.
19. *Селиванов И.А.* Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
20. *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.
21. *Перельман А.И., Касимов Н.С.* Геохимия ландшафта. М.: Астрей, 1999. 768 с.
22. Почва, город, экология / Под ред. Добровольского Г.В. М.: “Фонд За экономическую грамотность”, 1997. 310 с.
23. *Герасимова М.И., Строганова М.Н., Можарова Н.В., Прокофьева Т.В.* Антропогенные почвы (генезис, география, рекультивация) Смоленск: Ойкумена, 2003. 266 с.
24. *Шергина О.В.* Морфологические и физико-химические особенности почв города Иркутска // География и природные ресурсы. 2006. № 1. С. 82–90.
25. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Адвентизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
26. *Веселкин Д.В.* Строение эктомикоризных корней сосны обыкновенной при комбинации разных форм антропогенного воздействия // Мат-лы регион. научн. конф. “Мамаевские чтения”, посвящ. 75-летию Ботанического сада УрО РАН и памяти чл.-корр. РАН С.А. Мамаева. Екатеринбург: БС УрО РАН, 2012. С. 19–27.
27. *Веселкин Д.В.* Микроморфологическое разнообразие эктомикориз хвойных возле точечных источников эмиссий поллютантов // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Мат-лы IV Всерос. научн.-практ. конф. с международн. участием. Ч. I. Нижний Тагил: НТГСПА, 2012. С. 84–88.
28. *Веселкин Д.В.* Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов // Сиб. экол. журн. 2005. № 4. С. 753–761.
29. *Веселкин Д.В.* Разнообразие и анатомическое строение эктомикориз *Picea obovata* Ledeb. в высотном градиенте (горный массив Денежкин Камень, Средний Урал) // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15. № 3. С. 497–505.
30. *Веселкин Д.В.* Строение эктомикориз ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в зависимости от характеристик местообитаний // Лесоведение. 2010. № 1. С. 53–60.
31. *Nilsson L.O., Wallander H.* Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization // New Phytol. 2003. V. 158. № 2. P. 409–416.
32. *Шубин В.И.* Особенности организации макромицелио-симбиотрофов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 2 / Под ред. Стороженко В.Г., Крутова В.И. М.–Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 272–286.
33. *Brunner I., Brodbeck S.* Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources // Environ. Pol. 2001. V. 114. № 2. P. 223–233.
34. *Веселкин Д.В.* Влияние уровня обеспеченности азотом и фосфором на структуру биомассы и развитие эктомикориз у всходов сосны обыкновенной // Мат-лы Международн. научн.-практ. конф. “Актуальные проблемы дендроэкологии и адаптации растений”. Аграр. Россия. 2009. Спец. вып. С. 53–54.
35. *Menge J.A., Grand L.F.* Effect of fertilization on production of epigeous basidocarps by mycorrhizal fungi in loblolly pine plantations // Can. J. Bot. 1978. V. 56. № 19. P. 2357–2362.
36. *Baar J., Bastiaans T., van de Coevering M.A., Roelofs J.G.M.* Ectomycorrhizal root development in wet Alder carr forests in response to desiccation and eutrophication // Mycorrhiza. 2002. V. 12. № 3. P. 147–151.
37. *Veselkin D.V., Sannikov S.N., Sannikova N.S.* Specific features of root system morphology and mycorrhiza formation in Scots pine seedlings from burned-out areas // Rus. J. Ecol. 2010. V. 41. № 2. P. 139–146.
38. *Ostonen I., Lohmus K.* Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies*

- (L.) Karst. in different soils and site conditions // *Plant Soil*. 2003. V. 257. № 2. P. 435–442.
39. *Chalot M., Javelle A., Blaudez D., Lambilliotte R., Cooke R., Sentenac H., Wipf D., Botton B.* An update on nutrient transport processes in ectomycorrhizas // *Plant Soil*. 2002. V. 244. P. 165–175.
40. *Bucking H., Heysler W.* Uptake and transfer of nutrients in ectomycorrhizal associations: interactions between photosynthesis and phosphate nutrition // *Mycorrhiza*. 2003. V. 13. № 2. P. 59–68.
41. *Hogberg M.N., Hogberg P.* Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil // *New Phytol.* 2002. V. 154. № 3. P. 791–795.

Agrochemical Properties of Soils and the Structure of Scots Pine Ectomycorrhizas in Urbanized Forests

D.V. Veselkin, S.Yu. Kaigorodova

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division,
Russian Academy of Sciences,
ul. Vos'mogo Marta 202, Yekaterinburg, 620144 Russia,
E-mail: denis_v@ipae.uran.ru*

Relationship between the structure of *Pinus sylvestris* ectomycorrhizas (ectomycorrhizal roots) and the agrochemical properties of soils in urbanized forests has been studied. Studies have been conducted on 12 trial plots located in the territory of Yekaterinburg and in its vicinities. Negative relationship between the development of the ectomycorrhizal fungal component and the content of available nitrogen in soils has been established.

Key words: ectomycorrhiza structure, Scots pine, urbanized forests, soil agrochemical properties.