

Строение эктомикоризы сосны обыкновенной в условиях крупного промышленного города*

Д.В. Весёлкин, к.б.н., **Е.Л. Воробейчик**, д.б.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН, **С.А. Шавнин**, д.б.н., профессор, Ботанический сад УрО РАН

Изучение закономерностей функционирования лесов в условиях города – задача очевидной важности в силу необходимости разработки способов управления ими [1]. Работы, посвящённые урбанизированным экосистемам, многочисленны, но в большинстве случаев не разделяют последствия для биоты таких разных стрессовых факторов, как рекреационная нагрузка и атмосферное загрязнение. Нередко один и тот же феномен трактуют по-разному в зависимости от специализации исследователя. Например, усыхание деревьев и распад лесов урбанизированных территорий рассматривают либо как результат влияния поллютантов [2], либо как следствие паразитарных инвазий, сопровождающих рекреацию [3, 4], либо как прямую реакцию растений на уплотнение почвы и прерывание потока поколений в популяциях [5].

Такая односторонность объяснений не отражает многообразия факторов среды, одновременно влияющих на урбанизированные леса. Поэтому актуальна задача дифференциальной оценки разных форм антропогенного воздействия, которая может быть решена путём реализации схемы двухфакторного дисперсионного анализа, т.е. оценки эффектов рекреации и урбанизации «в чистом виде» и их взаимодействия.

В качестве модельного объекта выбрана эктомикориза сосны обыкновенной (*Pinus*

sylvestris L.). Антропогенно обусловленные изменения активности эктомикоризных грибов могут иметь следствием трансформацию важных экосистемных характеристик: первичной продукции, структуры фитоценоза, почвенного дыхания, организации почвенного микробоценоза. Поэтому характеристика активности эктомикоризных грибов на урбанизированных территориях заслуживает пристального внимания. Исследований сообществ микоризных грибов и микоризообразования в урбанизированных экосистемах немного [6, 7], чаще рассматривают результаты изучения микориз возле промышленных предприятий [8–10].

Цель работы – характеристика строения эктомикоризы сосны на территории крупного города с оценкой эффектов, обусловленных разными формами антропогенного воздействия – рекреационной нагрузкой и комплексным фактором урбанизации.

Материал и методы. Исследования выполнены на 12 постоянных пробных площадях, расположенных по три площади на четырёх участках, два из которых находятся в г. Екатеринбурге, а два – за городом (рис. 1). В силу этого пробные площади различаются набором действующих антропогенных факторов, которые обозначены как рекреационная нагрузка (Р) и урбанизация (У). На одном из участков в черте города (территория дендрария Ботанического сада УрО РАН) в силу заповедного режима (запрет посещения) действует только урбанизация (Р-У+), на другом (Юго-Западный лесопарк, расположенный

* Работа выполнена при поддержке президиума УрО РАН (проект 12-И-4-2057)

в непосредственной близости от дендрария) – выражены оба фактора (P+Y+). Участок с рекреационным воздействием без урбанизации (P+Y-) расположен в 10 км от Екатеринбурга возле оз. Чусовского. Контрольный участок, т.е. без рекреации и урбанизации (P-Y-), также расположен в 10 км от Екатеринбурга возле оз. Глухого. Изученные насаждения представлены спелыми высокополнотными древостоями сосны 120–140-летнего возраста II–III классов бонитета со средней высотой 25–30 м и средним диаметром 36–48 см. По основным таксационным характеристикам древостой всех участков однородны [11], как и по основным почвенным характеристикам. В урбанизированных лесах заметно трансформирован травяно-кустарничковый ярус и ярус подлеска [12].

Корневые мочки сосны с корнями последнего порядка отобраны в октябре 2009 г. из гумусово-аккумулятивного горизонта (по 10 проб на каждой площади; всего 120 проб, размещение точек отбора случайное). Пробы фиксировали в 4-процентном растворе формалина. Строение эктомикориз исследовали на тонких (10 мкм) срезах 1200 корней последнего порядка при увеличении в 200–450 раз без предварительного окрашивания. На каждом срезе фиксировали: наличие или отсутствие грибного чехла и его подтип [13]; размеры корня и чехла в эктомикоризном окончании. В результате получены оценки параметров трёх групп: 1) разнообразия грибных чехлов – количество подтипов, соотношение их групп, индексы разнообразия; 2) функциональной активности эктомикоризных грибов – доля заселённых грибами корней (активность микоризообразования), толщина и парциальный объём грибного чехла; 3) жизнеспособности корней (тургор). Значимость эффектов разных форм воздействия оценивали с помо-

щью двухфакторного дисперсионного анализа; учётная единица – среднее значение признака на пробной площади ($n = 12$).

Результаты и их обсуждение. В противоположность ожидаемому результату, не установлено никаких зависимостей параметров микоризы от выраженности рассматриваемых факторов (таблица). На всех участках от 80 до 95% (чаще 85–90%) корней сосны последнего порядка заселены эктомикоризными грибами, т.е. несут на поверхности грибные чехлы разного анатомического сложения (рис. 2а). При этом относительный вклад грибных чехлов в формирование общего объёма эктомикоризы не меняется, варьируя от 18 до 25% (чаще 19–21%) (рис. 2б). Только в отношении парциального объёма чехла выражено взаимодействие факторов (табл.), но в отсутствие значимых главных эффектов интерпретация этого должна быть предельно осторожной. Скорее всего, лучшее развитие грибного чехла наблюдается при умеренных нарушениях леса: либо на участках с рекреационными нагрузками в отсутствие урбанизации (P+Y-), либо на городских участках без выраженного вытаптывания (P-Y+).

На городских и загородных, вытаптываемых и невытаптываемых участках не различается ни разнообразие наборов грибных чехлов (рис. 2в), ни соотношение микориз с чехлами разного анатомического сложения (рис. 2г). Во всех случаях зарегистрировано по 8–14 подтипов грибных чехлов, среди которых преобладают псевдопаренхиматические (BF, F, G и H по системе Т. Доминика – И.А. Селиванова). На части загородных площадей наиболее обильны бесструктурные чехлы подтипов R и S.

Таким образом, не удалось установить какой-либо зависимости признаков разнообразия грибных чехлов, активности грибов и других

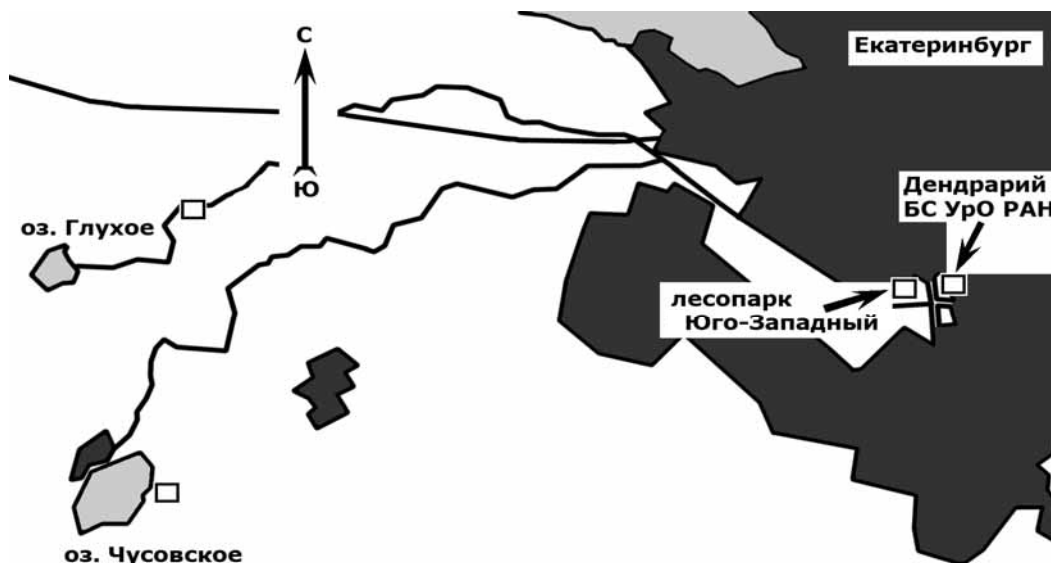


Рис. 1 – Схема расположения участков (отмечены квадратами)

Значимость влияния разных форм антропогенного воздействия на признаки строения эктомикоризы

Параметр	Источник изменчивости					
	урбанизация		рекреация		урбанизация×рекреация	
	F	P	F	P	F	P
Параметры функциональной активности эктомикоризных грибов						
Активность микоризообразования, %	0,1	0,744	0,1	0,865	0,2	0,694
Толщина чехлов, мкм	0,1	0,864	0,1	0,814	4,5	0,067
Парциальный объём чехлов, %	0,9	0,365	1,7	0,225	6,9	0,030
Параметр жизненности корня						
Доля окончаний с тургором, %	0,1	0,845	0,2	0,663	0,1	0,743
Параметры разнообразия грибных чехлов						
Число подтипов, шт/площадь	1,3	0,280	0,3	0,604	0,1	0,940
Индекс Шеннона	1,1	0,324	0,7	0,442	0,1	0,876
Доля микориз с чехлами:						
псевдопаренхиматическими	0,2	0,675	0,2	0,672	1,0	0,344
бесструктурными	0,1	0,717	1,5	0,254	0,4	0,541

Примечание: приведён критерий Фишера (F) и уровень значимости (P); число степеней свободы фактора во всех случаях равно единице

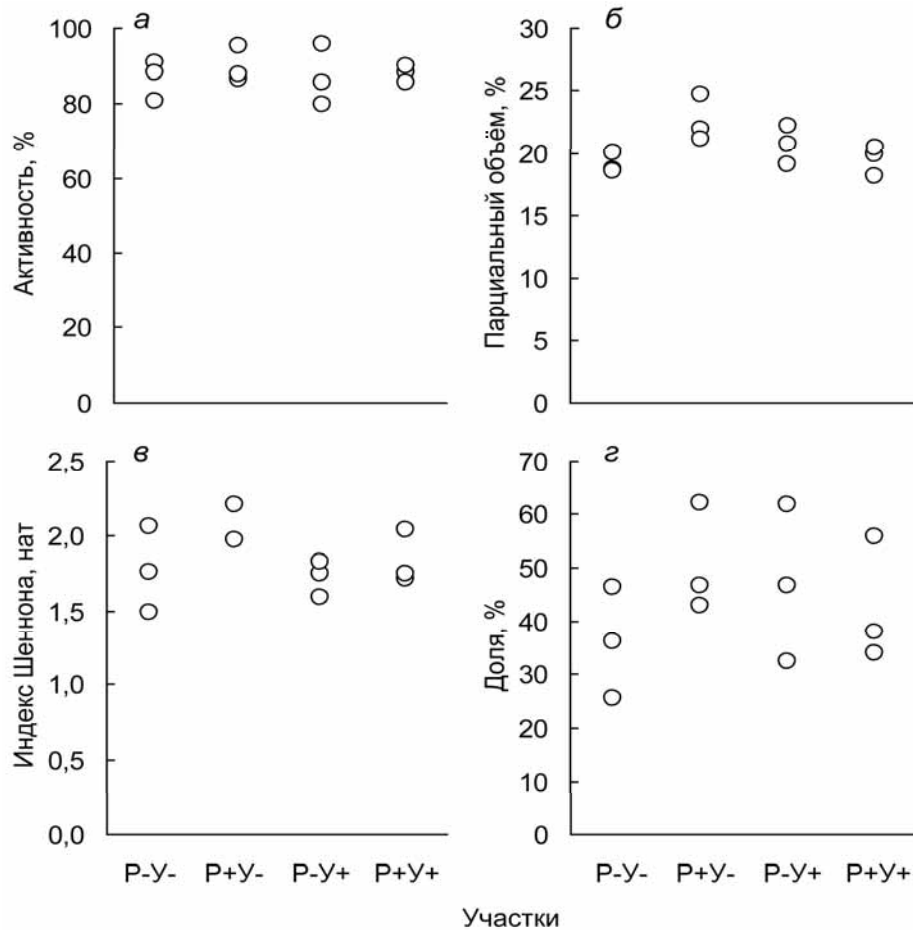


Рис. 2 – Активность микоризообразования у *Pinus sylvestris* (а), парциальный объём грибных чехлов (б), разнообразие наборов грибных чехлов (в) и доля микориз с псевдопаренхиматическими чехлами (г) на пробных площадях участков (обозначение участков см. в тексте)

параметров строения эктомикориз от выраженности антропогенного пресса. Исходя из стабильности процесса микоризообразования в контрастных условиях исследованных участков можно заключить, что он хорошо защищён от внешних воздействий. Этот результат может

указывать на важность микоризообразования для деревьев и лесных ценозов.

Полученные результаты достаточно неожиданны: учитывая доминирующие представления об эктомикоризах как об инструменте «тонкой настройки» корней деревьев на актуальные по-

чвенные условия, вполне обоснованно было ожидать сколько-нибудь морфологически выраженные реакции, подобные тем, что были описаны в других градиентах факторов и с учётом возможной специфики видового состава эктомикоризных грибов рекреационных лесов [6]. Например, показано изменение разнообразия грибных чехлов у трёх видов хвойных в различных техногенных градиентах [7]. Строение и размеры эктомикориз также обычно изменяются при действии различных факторов, как техногенных [8, 9], так и естественных [10]. Поэтому схожесть параметров микоризообразования на участках с разным сочетанием урбанизации и рекреации свидетельствует о необходимости более подробного анализа этого феномена.

Заключение. Микоризообразование нельзя считать критичным или чувствительным процессом у сосны в лесных насаждениях крупного промышленного города. И общая успешность формирования симбиоза, и частные признаки строения эктомикоризных корней существенно не меняются ни в зависимости от общего уровня урбанизации, ни от уровня рекреационной нагрузки. С одной стороны, эти результаты неожиданны, а с другой — свидетельствуют, что у сосны формирование эктомикориз — это стабильный процесс, гомеостатированный в широком диапазоне условий антропогенно преобразованных местообитаний.

Литература

1. Рысин С.Л., Рысин Л.П. О необходимости разработки концепции рекреационного лесопользования на урбанизированных территориях // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2011. № 4. С. 129–138.
2. Фролов А. К. Окружающая среда крупного города и жизнь растений в нем. СПб.: Наука, 1998. 328 с.
3. Колтунов Е.В., Залесов С.В., Лаишевцев Р.Н. Корневая и стволовая гнили сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в городских лесопарках г. Екатеринбурга // Леса России и хозяйство в них. Екатеринбург: Изд-во УГЛТУ, 2007. Вып. 1. С. 238–246.
4. Селочник Н.Н. Факторы деградации лесных экосистем // Лесоведение. 2008. № 5. С. 52–60.
5. Репшас Э.А. Оптимизация лесопользования (на примере Литвы). М.: Наука, 1994. 240 с.
6. Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.
7. Весёлкин Д.В. Влияние загрязнения различных типов на разнообразие эктомикориз *Pinus sylvestris* // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40. № 2. С. 122–132.
8. Весёлкин 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.
9. Весёлкин Д.В. Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов // Сибирский экологический журнал. 2005. № 4. С. 753–761.
10. Весёлкин Д.В. Строение эктомикориз ели сибирской (*Picea obovata Ledeb.*) в зависимости от характеристик местообитаний // Лесоведение. 2010. № 1. С. 53–60.
11. Шавнин С.А., Галако В.А., Менщиков С.Л. и др. Лесоводственно-таксационная оценка экологического состояния лесов в условиях рекреации и техногенного загрязнения // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2010. № 3 (27). С. 37–40.
12. Толкач О.В., Добротворская О.Е. Состояние возобновления в зелёных зонах г. Екатеринбурга // Известия Самарского НЦ РАН. 2011. Т. 13. № 1 (4). С. 919–921.
13. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.