

ВЕСЕЛКИН ДЕНИС ВАСИЛЬЕВИЧ

На правах рукописи
УДК 574:581.557.24-247.5:594.3.054

РЕАКЦИЯ ЭКТОМИКОРИЗ ХВОЙНЫХ НА
ТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

03.00.16 - экология

A handwritten signature in black ink, consisting of several loops and a long horizontal stroke extending to the right.

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург
1999

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
Уральского отделения Российской Академии Наук

Научный руководитель: докт. биол. наук, проф., Мухин В.А

Официальные оппоненты: докт. биол. наук, ст. научн. сотр.,
Санников С.Н.
докт. биол. наук, проф.,
Шиятов С.Г.

Ведущая организация: Уральская государственная
лесотехническая академия

Защита состоится _____ 2000 г. в _____ часов
на заседании диссертационного совета Д 002.05.01 в Институте
экологии растений и животных УрО РАН. С диссертацией можно
ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и
животных УрО РАН (620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта 202.).

Автореферат разослан _____ 1999г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Нифонтова М.Г.



ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Облигатная микотрофность древесных растений лесообразователей бореальной зоны - одна из существенных черт их биологии. Вступление в мутуалистические эктомикоризные взаимодействия расширяет адаптивные возможности партнеров и позволяет им осваивать разнообразные местообитания и занимать ключевые позиции в лесных сообществах (Харли, 1963; Bradley, 1982; John, Coleman, 1983; Бигон и др., 1989; Коваленко, 1992; Каратыгин, 1993).

Исследование реакции микориз на техногенные воздействия представляет значительный теоретический и практический интерес, так как микоризы являются активной поглощающей частью корневой системы деревьев и их повреждение рассматривается иногда в качестве одной из ведущих причин техногенно обусловленной деградации лесов (Reich et al., 1985; Blaschke, 1986). Несмотря на исследования эктомикориз в условиях техногенного пресса, которые активно ведутся в Германии, Чехии, Финляндии, Канаде и гораздо менее интенсивно в России, к настоящему времени отсутствуют однозначные представления о характере реакции эктомикориз на различные техногенные вмешательства и о роли эктомикоризных взаимодействий в определении устойчивости растений к техногенным воздействиям.

Цель и основные задачи работы. Цель работы: изучение реакции эктомикориз хвойных растений на острое хроническое техногенное загрязнение природных экосистем тяжелыми металлами и сернистым ангидридом.

В ходе работы решались три основные задачи:

1. изучить морфолого-анатомические особенности эктомикориз хвойных в естественных и техногенно нарушенных местообитаниях;
2. изучить особенности строения корневых систем

хвойных в техногенно нарушенных местообитаниях;

3. изучить влияние техногенной трансформации эктомикориз на развитие растений.

Научная новизна. В работе впервые дана комплексная характеристика эктомикориз ели обыкновенной, пихты сибирской и сосны обыкновенной в естественных и техногенно нарушенных лесных сообществах Среднего Урала. Разработана оригинальная схема классификации микориз. Впервые охарактеризованы связи между количественными и качественными признаками строения микориз и развитием растений.

Практическая значимость работы. Материалы исследований закладывают научные основы для разработки способов повышения устойчивости лесов к техногенным воздействиям и создания высокопродуктивных лесных насаждений методами искусственной микоризации и коррекции процессов естественного микоризообразования.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Эктомикоризные симбиозы ели обыкновенной, пихты сибирской и сосны обыкновенной обладают высокой степенью устойчивости к загрязнению почвы тяжелыми металлами.

2. Изменения эктомикориз в условиях загрязнения являются реакциями, направленными на повышение приспособленности системы "гриб - дерево" к существованию в техногенно нарушенных местообитаниях.

Апробация работы. Основные положения диссертации доложены на Молодежных конференциях Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999), региональном семинаре "Стратегические направления экологических исследований на Урале и экологическая политика" (Екатеринбург, 1996), IV международной конференции "Проблемы лесной фитопатологии и

микологии” (Москва, 1997), научно-технической конференции на международной выставке “Уралэкология-Техноген99” (Екатеринбург, 1999).

Публикации. Материалы и основные выводы диссертации опубликованы в 13 работах.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы (208 работ, из них 91 работа иностранных авторов) и приложений. Диссертация изложена на 167 страницах, из которых 121 страница основного текста, работа содержит 31 рисунок и 29 таблиц.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. РАЙОН И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования выполнены в зоне действия аэропромвыбросов Среднеуральского медеплавильного завода, находящегося на окраине г. Ревды Свердловской области.

Район исследований относится к подзоне южной тайги, к низкогорной полосе Среднего Урала с низкогорно-хребтовым рельефом и с континентальным, умеренно холодным климатом. Лесистость - более 60%, преобладают южнотаежные темнохвойные, сосновые, а также коротко- и длительнопроизводные хвойно-лиственные и лиственные леса на типичных, дерново- и глеево-подзолистых, бурых горно-лесных, темно-серых и серых почвах.

В выбросах предприятия преобладают газообразные вещества, а из них - SO_2 (98.7%), в виде твердых частиц выбрасываются соединения Cu, Zn, As, Pb. 41 пробная площадь заложена в елово-пихтовых лесах и в искусственных древостоях сосны II класса возраста в импактной, буферной и фоновой зонах техногенной нагрузки, что соответствует сильному, среднему и

фоновому уровню загрязнения экосистем.

Отбор образцов корневых систем проводили в конце вегетационного периода, образцы фиксировали в 4% формалине. Всего собрано и проанализировано около 750 образцов корневых систем. Мощность лесной подстилки определяли в 20 прикопах на пробную площадь; одновременно определяли встречаемость в подстилке тонких (диаметром менее 3 мм) проводящих корней хвойных. Распространение тонких корней по минеральной части почвенного профиля исследовали на примере пихты на 15 пробных площадях с использованием упрощенного метода траншей (Красильников, 1983).

Разнообразие эктомикориз исследовали в соответствии с классификацией подтипов микоризных чехлов, изложенной в работе И.А.Селиванова (1981). Срезы микоризных окончаний толщиной 10 - 20μ получали на ротационном замораживающем микротоме и просматривали без окрашивания; фиксировали тип сложения грибного чехла, его толщину, общий диаметр микоризного окончания, наличие или отсутствие отмерших, темно окрашенных клеток коры корня. Всего изучено около 1500 срезов. При исследовании разнообразия эктомикориз дополнительно была использована разработанная автором классификация, основанная на учете цвета и структуры поверхности эктомикориз (Веселкин, 1997).

Из количественных характеристик развития микориз определяли общее количество микориз и микоризных окончаний на одно растение (у всходов), плотность микориз и микоризных окончаний на проводящих корнях, интенсивность микоризации (по И.А. Селиванову, 1981), представленность разветвленных микориз и длину корневых окончаний.

ГЛАВА 2. МИКОРИЗЫ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

К настоящему времени описано строение эктомикориз основных видов хвойных в Предуралье (Селиванов, 1981; Наместников, 1985; Переведенцева, 1985; Мехоношин, 1994), на Южном (Селиванов, Шавкунова, 1973) и Полярном Урале (Катенин, 1972). Исследованы особенности микориз хвойных на севере европейской части России (Семенова, 1985), юге Сибири (Кензин, 1985) и в Северном Казахстане (Силкина, 1988). Характеристики микориз ели обыкновенной, пихты сибирской и сосны обыкновенной в условиях Среднего Урала приводятся впервые.

2.1. Микоризы ели обыкновенной

У подростка ели обыкновенной в естественных елово-пихтовых зеленомошных сообществах в микоризы преобразуется 96 % сосущих корней. Плотность микориз составляет 55.71 ± 2.70 шт./10 см корней; большая часть (91%) микориз не ветвится и имеет удлинненно-булаво-видную форму с округлым кончиком или веретеновидную, сужающуюся к верхушке и с заостренным кончиком. Средние размеры простых микориз: длина - 3.09 ± 0.10 мм, диаметр $413.14 \pm 17.42 \mu$. Сложные микоризы (гроздевидные, папоротниковидные) ветвятся моноподиально и содержат до 30 микоризных окончаний.

Микоризные чехлы у ели обыкновенной представлены 6 подтипами: А, В, ВF, F, N и SR (бесструктурные чехлы). Большая часть микориз снабжена плектенхиматическими чехлами подтипов А и В. Часть микориз на поперечных срезах имеет форму многолучевой звезды. В норме самыми тонкими являются бесструктурные (11.11μ) и плектенхиматические (14.59μ) чехлы, к ним примыкают переходные (17.33μ), а псевдопаренхиматические и двойные чехлы существенно более толстые - 40.66 и 68.95μ , соответственно.

2.2. Микоризы пихты сибирской

У всходов пихты в микоризы трансформируется 80-85 % коротких сосущих корней, у подростка - 97 %. Плотность микориз в первом случае составляет 17.32 ± 1.33 шт./10 см корней, а во втором - 29.77 ± 1.47 шт./10 см корней. Средние размеры простых микориз подростка пихты: длина - 4.17 ± 0.16 мм, диаметр - $544.56 \pm 17.45 \mu$. Гроздевидных микориз у всходов около 7 %, у подростка - около 3%, ветвление их моноподиальное с выраженной главной осью. Сильноразветвленные микоризы почти отсутствуют, максимальная разветвленность - 12 микоризных окончаний.

У всходов обнаружено 9 подтипов чехлов, а у подростка - 8. Как и у ели, имеются чехлы всех основных групп: В, ВF, Е, F, G, I, K, N, O, P, Q, SR. Наиболее обильны чехлы В и F. В ряду плектенхиматические - переходные - псевдопаренхиматические - двойные выражена закономерность постепенного наращивания толщины чехлов. Средняя толщина чехлов варьирует на уровне 30-33 μ .

2.3. Микоризы сосны обыкновенной

Интенсивность микоризации у сосны составляет 83-92%. Микоризы ветвятся дихотомически, имея преимущественно вильчатую и дваждывильчатую форму. Сильноразветвленные кораллоподобные микоризы, несущие до 30-60 отдельных микоризных окончаний, встречаются редко, а клубневидные микоризы нами не отмечены, как и неразветвленные микоризы. По сравнению с темнохвойными, микоризы у сосны оказываются более тонкими (диаметр - 310-324 μ), как и грибные чехлы, средняя толщина которых варьирует на уровне 16.5 - 19.0 μ .

У сосны обнаружено 10 подтипов чехлов: В, F, G, H, I, K, N, O, P, SR, - по сравнению с темнохвойными, лучше представлены псевдопаренхиматические и двойные подтипы и отсутствуют чехлы ВF. В пределах одного

местобитания встречается по 6-8 подтипов, ведущими являются чехлы В (46-64 %) и F (12-22 %). 41-77 % микориз являются гладкими, у 23-54 % на поверхности имеются разрозненные гифы, а микоризы с гифальными тяжами малочисленны (0-5 %). Во всех случаях обнаружены светло-зеленоватые гладкие микоризы, специфичные только для сосны.

Таким образом, микоризы ели обыкновенной и пихты сибирской ветвятся моноподиально и разветвленные формы представлены слабо; микоризы сосны обыкновенной ветвятся интенсивнее (дихотомически) и обладают меньшими размерами. Микоризы темнохвойных также заметно различаются: у пихты по сравнению с елью микоризы крупнее, их плотность на проводящих корнях в 1.5-2 раза ниже и ветвятся микоризы пихты менее интенсивно.

ГЛАВА 3. МИКОРИЗЫ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННЫХ НАГРУЗОК НА ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

3.1. Разнообразие микориз

В условиях техногенных нагрузок на лесные экосистемы снижается богатство подтипов микоризных чехлов с 6-10 шт. в ненарушенных условиях до 4-5 шт. Значения индекса видового богатства Маргалефа, варьирующие при отсутствии загрязнения на уровне 1.09-1.79, снижаются в импактной зоне до 0.65-1.15. Уменьшение богатства происходит, в первую очередь, из-за полного отсутствия при загрязнении двойных чехлов К, N, O, P и чехлов С, E, H.

По мере роста техногенной нагрузки до 19-40 % увеличивается обилие микориз с бесструктурными чехлами (в ненарушенных условиях - 0-10 %). Значимость микориз с чехлом F наоборот заметно снижается - с 8-40 % в фоновой зоне до 0-10 % в импактной. Не изменяется в зависимости от уровня загрязнения

относительная значимость микориз с чехлами подтипов В и ВF.

По мере роста уровня загрязнения с 6-8 до 4 шт. снижается богатство морфотипов микориз у всходов пихты и у деревьев сосны. Вблизи предприятия возрастает доминирование единственной, наиболее распространенной разновидности - бурых микориз без поверхностных гифальных структур.

В ненарушенных местообитаниях 38% особей всходов пихты имеют микоризы одного морфотипа, 42 % особей снабжены микоризами двух морфотипов и 20 % растений имеют микоризы 3-4 разновидностей. Вблизи предприятия резко преобладают особи с единственным морфотипом микориз (75%), а доля растений с микоризами трех разновидностей не превышает 4 %.

3.2. Количественные характеристики микориз

Среднее количество микориз у двулетних всходов пихты составляет в фоновых условиях 9.96 ± 0.81 шт./растение, в условиях слабого и умеренного загрязнения порядка 11-14 шт. и в импактной зоне 21.64 ± 1.64 шт. В условиях сильного загрязнения в 2-2.4 раза возрастает количество микоризных и корневых окончаний у одного растения.

Плотность микориз от фоновых сообществ к импактным возрастает у всходов пихты в 1.6 раза, у подростка ели в 1.4 раза (табл.). У подростка пихты значения данного показателя не изменяются в зависимости от интенсивности техногенной нагрузки, однако все же обнаруживается возрастание плотности терминальных ответвлений корневой системы в условиях загрязнения: плотность микоризных окончаний увеличивается с 31.12 ± 1.52 шт./10 см корня в не нарушенных условиях до 37.89 ± 2.25 шт./10 см корня.

Возрастание плотности микориз обусловлено интенсификацией в 1.3 - 1.6 раза процесса заложения боковых коротких сосущих корней, 78-98 % которых у

всходов пихты, подроста ели и у сосны, независимо от уровня нагрузки, преобразуются в микоризы. Только у подроста пихты в сильно и умеренно загрязненных сообществах интенсивность микоризации понижается.

Таблица

Плотность микориз и интенсивность микоризации в разных зонах техногенной нагрузки

Вид, возраст (лет)	Зона нагрузки и расстояние до завода, км			
	Импактная, 2	Буферная, 4,5	Буферная, 7	Фоновая, 30
Плотность микориз, шт./10 см корня				
пихта, 2	27.66±1.79	21.70±0.86	21.47±1.53	17.32±1.33
пихта, 5 - 16	31.88±1.51	26.64±1.16	23.84±1.60	29.77±1.47
ель, 5 - 16	80.36±5.40	73.33±4.25	72.90±2.73	55.71±2.70
Интенсивность микоризации, %				
пихта, 2	82	85	78	86
пихта, 5 - 16	80	92	71	97
ель, 5 - 16	89	98	95	96
сосна	Импактная, 4	Буферная, 8-12	Фоновая, 18-20	
	90	82 - 91	83 - 92	

Примечание: - достоверные ($p < 0.05$) различия с фоновыми территориями.

В условиях техногенного загрязнения возрастает разветвленность микориз у темнохвойных. У пихты в ненарушенных сообществах разветвленные микоризы имеются у 50 % всходов и 70 % подроста, а на загрязненных территориях сложные микоризы представлены, соответственно, у 84 и 91 % растений. В фоновых сообществах у всходов пихты разветвленными являются около 7 % микориз, а в импактной зоне почти 21 %. Для подроста пихты соответствующие цифры составляют 3 и 8% и для подроста ели - 9 и 13 %.

С ростом загрязнения уменьшается длина корневых окончаний последнего порядка: у подроста пихты с 4.17 ± 0.16 мм в фоновой зоне до 3.60 ± 0.15 мм в импактной, у подроста ели с 3.09 ± 0.10 до 2.31 ± 0.09 мм, соответственно. У всходов пихты в условиях загрязнения почти половина (47.4 %) всех корневых окончаний являются укороченными, тогда как в естественных условиях таких окончаний только 14 %.

3.3. Анатомические характеристики микориз

При загрязнении возрастает толщина микоризных чехлов. Плектенхиматические чехлы утолщаются на 65 % у всходов пихты, на 60 % у подроста ели и на 20-48% у сосны. У подроста ели на 73 % возрастает мощность чехлов переходного строения. У сосны на 20-45 % утолщаются псевдопаренхиматические чехлы. Утолщение бесструктурных чехлов характерно для подроста пихты и ели, разница с фоновыми значениями составляет 66 и 200 %, соответственно. Снижения толщины чехлов каких-либо групп подтипов при загрязнении не обнаружено ни в одном рассмотренном случае.

Радиус тонких сосущих корней, входящих в состав микориз, увеличивается у всходов пихты с 205 в фоновой до 255 μ в импактной зоне (на 24%), у подроста пихты - от 230 до 283 μ (на 23%), у подроста ели - от 178 до 200 μ (на 12%), у сосны - от 155-162 до 169 μ (на 13 %).

У всходов пихты и подроста ели на загрязненных территориях гриб вносит большой вклад в формирование общего объема микориз. Доля объема микориз, приходящаяся на грибной компонент, у всходов пихты составляет 25.12 % в фоновой зоне и 29.82 % в импактной, а у подроста ели, соответственно, 18.68 % и 23.76 %. У сосны и у подроста пихты, достоверного изменения доли микобионта в общем объеме поглощающих органов в зависимости от степени нарушенности местообитания не выявлено: во всем диапазоне условий грибной партнер формирует 18-22 % объема микориз.

В условиях загрязнения увеличивается количество микориз с отмершими клетками коры корня. В фоновой и буферной зонах доля микориз с отмершими клетками у всходов пихты составляет 34-36 %, а в импактной зоне - 58 %.

Таким образом, по мере роста уровня техногенной нагрузки на лесные экосистемы, активизируются процессы

повреждения тонких корней и микориз, о чем свидетельствует уменьшение длины корневых окончаний и возрастание встречаемости микориз с отмершими клетками коры корня. Одновременно обнаруживаются и противоположные реакции: интенсификация заложения боковых сосущих корней, трансформирующихся в последующем в микоризы, возрастание активности ветвления микориз и увеличение толщины микоризных чехлов и поперечных размеров сосущих корней.

ГЛАВА 4. ФАКТОРЫ ТЕХНОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ МИКОРИЗ

Особенности строения микориз в условиях загрязнения связаны со специфическим экологическим «режимом», создающимся в результате накопления промышленных токсикантов в природных экосистемах:

4.1. Техногенная трансформация местообитаний

По нашим данным, в подстилках импактной зоны содержится подвижных форм меди в 50-60 раз больше чем в фоновых сообществах, свинца - в 18-20 раз, кадмия - в 3-6 раз. В среднем содержание данных поллютантов в органогенных горизонтах почв импактных территорий превосходит фоновое в 20-30 раз, для площадей буферной зоны соответствующее превышение составляет 5-10 раз. Сильное загрязнение экосистем приводит к трансформации морфологических и физико-химических свойств почвы (Кайгородова, Воробейчик, 1996; Кайгородова, 1998). В частности, в условиях загрязнения увеличивается мощность лесной подстилки: от 1.22 ± 0.07 см в фоновых до 5.97 ± 0.17 см в загрязненных темнохвойных сообществах и от 1.41 ± 0.05 см до 5.09 ± 0.21 см в сосновых сообществах. По мере роста уровня загрязнения заметно снижается влажность подстилки.

4.2. Изменение состояния фитобионтов

При интенсивном загрязнении верхние органогенные

горизонты почв не содержат тонких проводящих корней хвойных, в противоположность сообществам с фоновой и умеренной нагрузкой. В темнохвойных лесах средние значения заселенности подстилки тонкими проводящими корнями деревьев сначала, при переходе от фоновой зоны к буферной, возрастают с 46.25 % до 62.00-93.00 %, но в импактной зоне резко снижаются до нулевых значений. Та же закономерность обнаруживается и в сосняках: максимальная (62.14 %) заселенность подстилки тонкими корнями наблюдается в ненарушенных условиях, промежуточная (49.10 %) - в буферной зоне и минимальная (2.5 %) - в импактной. По нашим данным, проводящие корни отсутствуют в подстилке в случае, если загрязнение подстилки в 20-25 раз превышает фоновый уровень. В минеральной части почвы проводящие корни распространяются одинаковым образом, независимо от уровня техногенной нагрузки.

Отсутствие корнеобразования в органогенных почвенных горизонтах в условиях сильного загрязнения показывает, что здесь складываются неблагоприятные для развития корней деревьев условия. Об этом же свидетельствует и уменьшение при загрязнении на 25 % длины главного корня всходов пихты. Следует, однако, отметить, что боковые проводящие корни всходов при загрязнении развиваются очень активно, в результате чего общая протяженность проводящих корней у двулетних особей из загрязненных местообитаний на 40 % больше, чем в фоновых сообществах.

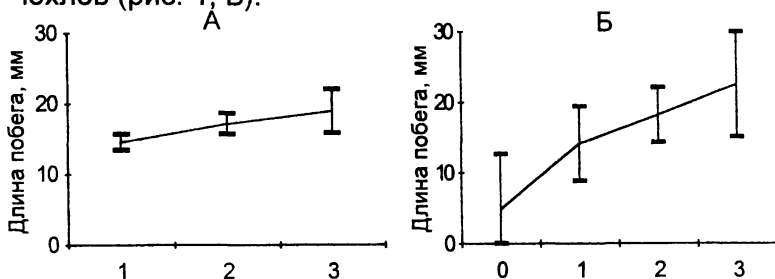
ГЛАВА 5. СОСТОЯНИЕ МИКОРИЗ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

С целью изучения последствий техногенной трансформации микориз, проанализирована связь между состоянием микориз и развитием надземных органов

растений в разных зонах техногенной нагрузки.

5.1. Разнообразие микориз и развитие растений

Установлено, что у двулетних всходов пихты с высоким богатством микориз формируется более протяженный побег, чем у особей с малым разнообразием микориз. Например, наличие у растения микориз трех морфотипов сопряжено с формированием на 30 % более протяженного побега, по сравнению с особями с одной разновидностью микориз (рис. 1, А). Аналогичная закономерность обнаружена и при сопоставлении длины побега у растений с высоким и низким богатством подтипов микоризных чехлов (рис. 1, Б).



Количество морфотипов микориз, шт. Баллы богатства подтипов чехлов
Рис. 1. Зависимость длины побега всходов пихты от богатства подтипов микоризных чехлов (А) и количества морфотипов микориз на корнях одной особи (Б), среднее \pm 95 % доверительный интервал. Объединенные результаты для всех особей из всех зон нагрузки.

Вместе с тем, взаимосвязь между богатством индивидуальных наборов микориз и состоянием особи проявляется различным образом в разных зонах нагрузки: наиболее заметной эта связь является в фоновых условиях, а наименее заметной - при загрязнении.

5.2. Морфология корневых систем, количество микориз, их внешнее строение и развитие растений

Анализировалась взаимосвязь 9 параметров, характеризующих, во-первых, развитие собственно корневой системы (длина главного корня, общая протяженность корней, количество корневых окончаний), во-вторых, успешность формирования микориз

(количество микоризных окончаний, количество микориз, интенсивность микоризации, плотность микориз) и, в-третьих, морфологию микориз (доля сложных микориз, доля укороченных корневых окончаний) с длиной побега двулетних особей пихты, произрастающих в разных зонах техногенной нагрузки. Был использован метод множественной линейной регрессии с предварительной трансформацией исходных переменных в комбинацию новых переменных - главных компонент (Ваганов и др., 1996).

Установлено, что во всех случаях на длину побега достоверное влияние оказывают только два признака: количество микоризных окончаний и количество микориз (рис. 2). Это означает, по нашему мнению, что данные параметры являются наиболее важными, ключевыми и в наибольшей степени определяют развитие растений в рассматриваемом возрасте. Кроме этого, в условиях умеренного и сильного загрязнения положительно влияет на длину побега общая протяженность проводящих корней, а в сообществах буферной зоны обнаруживается положительное влияние доли сложных микориз и отрицательное влияние доли укороченных корневых окончаний на длину побега.

Тот факт, что большое количество сформированных микориз при любом уровне техногенной нагрузки обуславливает успешное развитие надземной части растения, доказывает, что взаимоотношения эктомикоризных партнеров как в естественных сообществах, так и в условиях техногенных воздействий на лесные экосистемы являются взаимовыгодными, мутуалистическими. Приведенные результаты позволяют предполагать, что основные установленные реакции подземных органов хвойных на загрязнение тяжелыми металлами (возрастание протяженности корневой системы, увеличение количества микориз, возрастание степени их разветвленности) можно рассматривать как

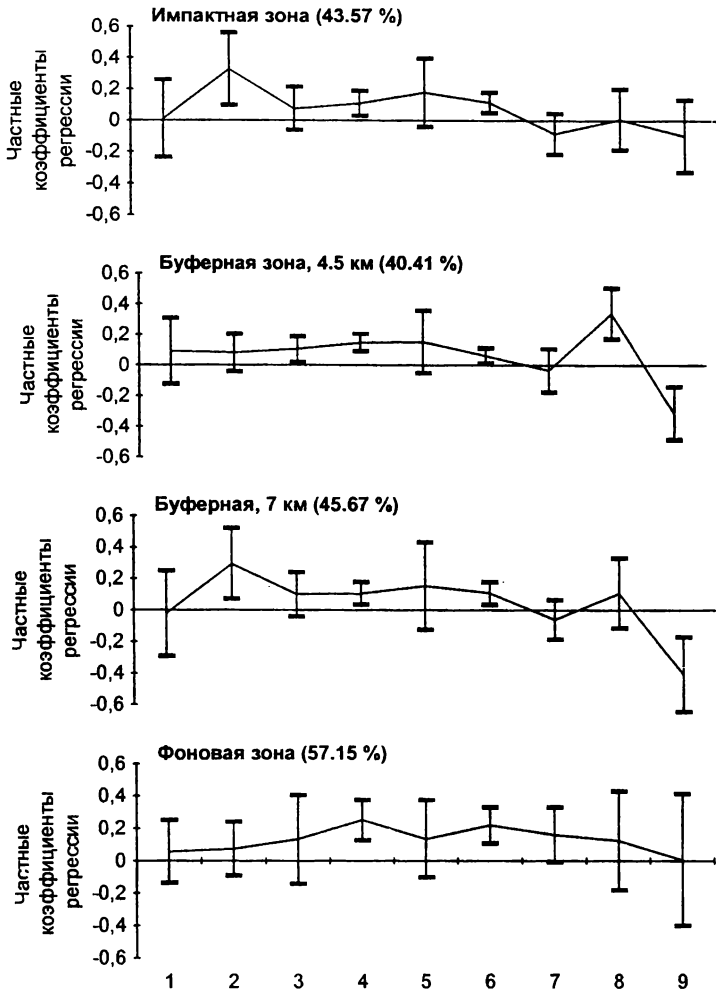


Рис. 2. Зависимость длины побега двулетних особей пихты сибирской, произрастающих в разных зонах техногенной нагрузки, от параметров строения подземных органов. Значения частных коэффициентов регрессии, вертикальные линии - 95% доверительный интервал. Цифры в скобках - доля объясняемой дисперсии.

Признаки: 1 - длина главного корня; 2 - общая протяженность корней; 3 - количество корневых окончаний; 4 - количество микоризных окончаний; 5 - интенсивность микоризации; 6 - количество микориз; 7 - плотность микориз; 8 - доля сложных микориз; 9 - доля укороченных корневых окончаний.

изменения, имеющие адаптивный смысл, способствующие лучшему развитию растений в техногенно нарушенных местообитаниях.

ВЫВОДЫ

1. В южнотаежных сообществах Среднего Урала ель обыкновенная, пихта сибирская и сосна обыкновенная существуют в облигатном взаимодействии с эктомикоризными грибами, что выражается в образовании эктомикориз на корнях растений, в которые трансформируется 71-97 % сосущих корней.

2. В естественных местообитаниях Среднего Урала богатство подтипов грибных чехлов составляет 6-9 шт. Представлены чехлы подтипов А, В, ВF, Е, F, G, H, I, K, N, O, P, Q и SR. Наиболее распространенными являются плектенхиматические (40-65 %) и псевдопаренхиматические (14-35 %) чехлы.

3. Микоризы ели обыкновенной, пихты сибирской и сосны обыкновенной различаются по признакам внешнего строения. Микоризы ели и пихты ветвятся моноподиально и разветвленные формы среди них представлены слабо. Микоризы пихты сибирской отличаются от микориз ели обыкновенной большими размерами и меньшей интенсивностью ветвления, при этом они в 1.5-2 раза реже располагаются на проводящих корнях. Для микориз сосны обыкновенной характерно интенсивное дихотомическое ветвление и меньшие, чем у темнохвойных растений, размеры.

4. В условиях интенсивного загрязнения южнотаежных экосистем техногенной пылью, содержащей соединения тяжелых металлов, в органогенных горизонтах лесных почв складываются условия, неблагоприятные для роста и развития корней деревьев, что диагностируется по полному подавлению корнеобразования в лесной подстилке при техногенной нагрузке выше 20-25 условных

единиц, угнетению главного корня ювенильных особей и уменьшению длины корневых окончаний последнего порядка.

5. По мере продвижения от сообществ с фоновым уровнем техногенной нагрузки к сильно загрязненным, богатство наборов микориз у всех исследованных видов растений уменьшается в 1.5-2 раза. Наименее устойчивыми к условиям техногенных сообществ являются микоризы с псевдопаренхиматическими и двойными микоризными чехлами, из которых разновидности с чехлами Н, К, N, О, Р полностью отсутствуют, а микоризы с чехлом F в 2-7 раз уменьшают свое обилие при интенсивном загрязнении. Технотолерантными являются микоризы с плектенхиматическими (А, В), переходными (BF) и бесструктурными подтипами грибных чехлов.

6. У всходов пихты, подроста ели и сосны интенсивность микоризации не зависит от уровня техногенной нагрузки. Плотность микориз по мере роста степени загрязнения увеличивается в 1.4 - 1.6 раза. Одновременно в 1.3-4 раза активизируются процессы ветвления микориз, на 20-70 % возрастает толщина грибных чехлов и на 12-24 % - поперечные размеры сосущих корней. У всходов пихты и у сосны в условиях загрязнения возрастает вклад грибного партнера в формирование общего объема микориз.

7. При любом уровне техногенной нагрузки взаимоотношения партнеров в эктомикоризных ассоциациях являются мутуалистическими. Наблюдаемые в условиях загрязнения изменения эктомикориз ели обыкновенной, пихты сибирской и сосны обыкновенной являются приспособительными реакциями симбиотической системы "гриб - дерево" к существованию в техногенно нарушенных местообитаниях.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Веселкин Д.В. Динамика микоризообразования у сеянцев темнохвойных пород в условиях техногенного стресса // Механизмы поддержания биологического разнообразия. Екатеринбург, 1995. С. 27 - 28.

Веселкин Д.В. Антропотолерантность микоризных симбиозов темнохвойных пород // Механизмы поддержания биологического разнообразия. Екатеринбург, 1995. С. 28 - 29.

Веселкин Д.В. Динамика микоризообразования у сеянцев ели и пихты в условиях техногенного загрязнения // Экология и охрана окружающей среды: Часть 3. Консортивные связи в экосистемах. Человек. Пермь, 1995. С. 7.

Мухин В.А., Веселкин Д.В. Грибы как индикаторы антропогенной динамики экологических систем // Стратегические направления экологических исследований на Урале и экологическая политика. Екатеринбург, 1996. С. 32 - 33.

Веселкин Д.В. Микоризные грибы как индикаторы техногенных нарушений экосистем // Проблемы общей и прикладной экологии. Екатеринбург, 1996. С. 29 - 40.

Веселкин Д.В. Исследование разнообразия микориз в условиях техногенного загрязнения // Вертикаль: вестник молодой науки Урала. Т. II, № 1. Оренбург, 1997. С. 59-64.

Веселкин Д.В. Разнообразие эктомикориз темнохвойных видов при загрязнении // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Екатеринбург, 1997. С. 45 - 51.

Веселкин Д.В. Реакция микоризных симбиозов ели и пихты на техногенное загрязнение // Проблемы лесной микологии и фитопатологии. Москва, 1997. С. 19 - 20.

Веселкин Д.В. Развитие пихты на ранних этапах онтогенеза в техногенно нарушенных местообитаниях и

образование микориз // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Екатеринбург, 1998. С. 12 - 19.

Веселкин Д.В. Особенности строения ювенильных особей ели и пихты, укореняющихся на валеже в южнотаежных лесах // Вертикаль: вестник молодой науки Урала. Серия "Биологические науки". Т. III, № 2. Оренбург, 1998. С. 8 - 13.

Мухин В.А., Веселкин Д.В. Роль микориз в поддержании стабильности экосистем // Экологические проблемы промышленных регионов. Екатеринбург, 1999. С. 95.

Веселкин Д.В. Мухин В.А. Изменение строения эктомикориз в условиях химического загрязнения: экологический смысл // Экология и человечество на пороге XXI века. Проблемы охраны окружающей среды и здоровья человека. Ульяновск, 1999. С. 253-256.

Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз на техногенное воздействие: анатомический уровень // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии. Екатеринбург, 1999. С. 11 - 18.

Подписано в печать 29.11.99
Формат 60x84 1/16 Печать на ризографе
Объем 1 печ..л. Тираж 100 экз. Заказ 1129

Отпечатано в экспресс-типографии «ЭСКОРТ»
г. Екатеринбург ул. Блюхера 26 оф. 108