

УДК 574:581.557.24-247.5:504.3.054

Д. В. Веселкин

(Институт экологии растений и животных УрО РАН)

РЕАКЦИЯ ЭКТОМИКОРИЗ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ГАЗООБРАЗНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ¹

Изучено анатомическое строение эктомикориз сосны обыкновенной в условиях загрязнения окружающей среды газообразными загрязнителями (SO₂, NO₂, соединения фтора). Реакцию эктомикориз можно описать как ослабление или повреждение. Это выражается в ухудшении состояния как растительного (снижение радиуса корня растения, возрастание числа отмерших и потерявших тургор клеток коры корня), так и грибного (снижение толщины чехлов) компонента микоризных ассоциаций. Предполагается, что функционирование микориз при загрязнении протекает менее эффективно, чем в фоновых лесах.

Успешное микоризообразование, устойчивость и разнообразие связей древесных растений с микоризными грибами рассматриваются в настоящее время как необходимое условие для успешного развития отдельных растений и лесных насаждений в целом (Шемаханова, 1962; Харли, 1963; Лобанов, 1971; John, Coleman, 1983; Каратыгин, 1993). Предполагается, что именно вступление в мутуалистические взаимодействия с разными комплексами микоризообразователей позволяет древесным осваивать широкий спектр местообитаний и занимать ключевые позиции в лесных экосистемах (Каратыгин, 1993; Коваленко, 1998).

Исследования закономерностей техногенной трансформации эктомикоризных ассоциаций могут иметь определенное значение для понимания механизмов устойчивости лесов, поскольку эктомикоризы, являясь физиологически активной частью корневой системы растений, в первую очередь сталкиваются с неблагоприятными изменениями, обусловленными действием техногенных факторов. Большая часть литературных данных свидетельствует о негативной реакции эктомикориз, о снижении успешности микоризообразования и повреждении микориз под влиянием промышленного загрязнения. Вместе с тем имеются и противоположные результаты, в соответствии с которыми делается вывод о достаточной устойчивости эктомикориз к техногенным нагрузкам. Ослабление микоризообразования наблюдается обычно в тех случаях, когда преобладающими загрязнителями являются газообразные вещества (Reich et al., 1985; Kropáček et al.,

¹ Работа выполнена при поддержке РФФИ (01-04-96407) и Комиссии РАН по работе с молодежью (грант № 280 6-го, 1999 г. конкурса-экспертизы проектов молодых ученых РАН).

1989; Kowalski et al., 1989; Perrin, Estivalet, 1989; Meier et al., 1990; Шкараба и др., 1991; Adams, O'Neill, 1991; Мехоношин, 1994). Имеющиеся же результаты о лучшем развитии микориз сопряжены с таким типом воздействия, как загрязнение ионами тяжелых металлов (Ярмишко, 1990; Веселкин, 1997, 1998, 1999 а,б, 2001 а). Таким образом, можно предполагать, что реакция эктомикориз на загрязнение разной химической природы должна быть специфичной. Учитывая, что трансформация микориз под влиянием эмиссий тяжелых металлов нами в той или иной степени уже рассматривалась, целью настоящего исследования явилось изучение реакции эктомикоризных ассоциаций на иной тип химического загрязнения.

Район и методика исследований

Работы проведены в окрестностях г. Полевской, где основными источниками выбросов являются Полевской криолитовый завод (ПКЗ) и в меньшей степени Северский трубный завод. Преобладающими поллютантами в районе исследований являются газообразные вещества: SO₂ (2094 т/год)², NO₂ (1160 т/год), СО (1107 т/год). Объем выбрасываемых соединений металлов (Fe, Mg, Pb) по официальным данным на один, а фтористых соединений (HF, пыль фторидов) на два порядка ниже. Тем не менее в непосредственной близости от ПКЗ содержание фтора в различных компонентах экосистем превышает фоновый уровень на два-три порядка, в дальнейшем убывая (Любашевский и др., 1996).

В связи с полным отсутствием в ближайших окрестностях предприятия естественных хвойных лесов в качестве объекта исследования выбраны искусственные насаждения сосны (тип леса - сосняк ягодниковый) второго-третьего классов возраста (37-45 лет). Пробные площади заложены в западном и юго-западном направлениях от ПКЗ. В соответствии с литературными данными (Любашевский и др., 1996; Трубина, 1996) выделены три зоны техногенной нагрузки: импактная (площади на расстояниях 1,7-2,7 км от ПКЗ), буферная (3,5-6 км) и фоновая (20-30 км). В каждой зоне - по три площади. Почвы на площадях дерново-подзолистые.

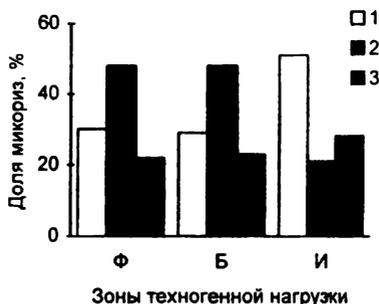
Пробы корней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) отбирали из верхнего слоя минеральной части почвы (с глубины 0-5 см от лесной подстилки), в междурядьях, фиксировали в формалине. Анатомическое строение эктомикориз анализировали на поперечных срезах под микроскопом (120 срезов с каждой пробной площадью). Учитывали следующие признаки: подтип грибного чехла (по И.А.Селиванову, 1981); его толщина; общий радиус микоризного окончания; число слоев клеток коры корня и отдельно число слоев отмерших, "танниновых" клеток коры; встречаемость оконча-

² По данным Комитета по природным ресурсам, экологии и сельскому хозяйству МУП г. Полевской за 2000 г.

ний с утерянным тургором клеток коры корня. Показатель интенсивности микоризации рассчитывали как отношение числа микоризных окончаний к общему числу проанализированных окончаний. Способ определения доли, занимаемой грибным чехлом в общем объеме микоризного окончания, изложен ранее (Веселкин, 1999 а).

Результаты и их обсуждение

На корнях сосны в исследованных сообществах обнаружены эумицетные хальмофаговые эктомикоризы типичного строения. Судя по значениям интенсивности микоризации поглощающих корней, общая успешность формирования микориз не зависит от уровня загрязнения: в фоновых условиях - 91-97 %, в буферной зоне - 89-93 % и в непосредственной близости от предприятия - 84-94%.



Относительное обилие микориз с плектенхиматическими (1), псевдопаренхиматическими и двойными (2) и бесструктурными (3) грибными чехлами в разных зонах техногенной нагрузки

Богатство подтипов грибных чехлов также не изменяется при приближении к предприятию, в каждой из трех зон загрязнения на одной пробной площади обнаружено по 5-8(9) подтипов чехлов. Однако техногенная трансформация параметров разнообразия чехлов все же присутствует, что выражается в изменении соотношения обилия микориз с чехлами разных типов сложения - плектенхиматическими, псевдопаренхиматическими, двойными и бесструктурными (рисунок). Вблизи предприятия более чем в 2 раза снижается представленность псевдопаренхиматических и двойных чехлов, которые в фоновых лесах присутствуют у 45-52 % всех микориз, а в импактной - только у 19-23 %. Наряду с этим довольно заметно, с 27-36 % в ненарушенных лесах до 40-63 % в загрязненных, возрастает обилие плектенхиматических чехлов и менее явно бесструктурных.

Уменьшение встречаемости хорошо структурированных псевдопаренхиматических и двойных чехлов и соответствующее возрастание обилия плектенхиматических и бесструктурных при техногенных вмешательствах в экосистемы является, по всей вероятности, распространенной закономерностью (Kowalski et al., 1989; Шкараба и др., 1991; Мехоношин, 1994; Веселкин, 1999 б, 2001 а).

Таблица 1
Строение эктомикориз в разных зонах техногенной нагрузки

Параметр	Зоны техногенной нагрузки		
	Фоновая	Буферная	Импактная
Общий радиус, мкм	189,9±2,3	188,2±2,4	166,0±2,0 ^{***}
Радиус корня, мкм	167,3±2,7	166,9±2,1	149,3±1,7 ^{***}
Толщина чехла, мкм	24,0±0,7	23,5±0,6	18,8±0,6 ^{***}
Доля объема чехла, %	22,9±0,5	22,9±0,5	20,5±0,8 ^{**}
Число слоев танниновых клеток коры корня, шт.	1,37±0,05	1,54±0,06	1,52±0,06 [*]
Число слоев "живых" клеток коры корня, шт.	2,63±0,07	2,49±0,06	2,40±0,06 ^{***}
Встречаемость окончаний с утерянным тургором, %	35,7	43,7	57,5 ^{***}

Значимость различий с фоновыми показателями: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Заметно трансформируются вблизи предприятия анатомические параметры строения эктомикориз (табл. 1). В первую очередь обращает внимание существенное уменьшение общих поперечных размеров микоризных окончаний в импактной зоне. При этом снижаются размеры как корней растений (радиус), так и грибных чехлов (толщина). В среднем радиус корня, входящего в состав микоризного окончания, на площадях импактной зоны на 11 % меньше соответствующих фоновых значений. Средняя толщина чехлов снижается более заметно - на 22 %. Последнее обстоятельство, по всей вероятности, приводит к тому, что соотношение объемов растительного и грибного компонента в микоризах в условиях загрязнения газообразными поллютантами изменяется в сторону уменьшения последнего.

Снижение радиуса корня растения происходит, по-видимому, вследствие возрастания числа слоев танниновых - отмирающих - клеток коры корня, которые в большинстве случаев сплющиваются в тангентальном направлении. Возрастанию встречаемости таких клеток соответствует уменьшение числа слоев "живых", сохранивших тургор клеток коры корня. В импактной зоне по сравнению с фоновой заметно больше окончаний, в

которых все слои клеток коры корня утеряли тургор: в ненарушенных лесах доля таких окончаний немногим больше трети общего объема выборки, а вблизи предприятия - больше половины.

Таблица 2

Радиус корня и толщина чехла в подвыборках микориз с чехлами разного сложения в разных зонах техногенной нагрузки, мкм

Параметр	Зоны техногенной нагрузки		
	Фоновая	Буферная	Импактная
Микоризы с плектенхиматическими чехлами			
Радиус корня	166,4±3,5	170,5±3,6	150,9±2,8 ^{***}
Толщина чехла	20,7±1,1	22,2±1,1	19,2±0,9
Микоризы с псевдопаренхиматическими чехлами			
Радиус корня	173,3±3,5	172,0±3,7	150,1±5,6 ^{**}
Толщина чехла	28,5±0,8	26,5±0,8	23,8±1,3 ^{**}
Микоризы с двойными чехлами			
Радиус корня	179,7±6,3	176,4±6,1	170,6±9,1
Толщина чехла	39,1±1,2	32,9±1,1	34,0±1,7 ^{***}
Микоризы с бесструктурными чехлами			
Радиус корня	156,7±3,7	149,7±3,8	140,2±3,4 ^{**}
Толщина чехла	13,2±0,7	15,2±0,7	11,4±0,6

Значимость различий с фоновыми показателями: ^{**} $P < 0,01$; ^{***} $P < 0,001$.

Дальнейший анализ осложняется тем обстоятельством, что изменения некоторых из исследованных параметров могут быть обусловлены различными механизмами. Известно, что микоризы с чехлами различного сложения обладают специфическими значениями размерных признаков (Веселкин, 2001 б). Например, толщина плектенхиматических и бесструктурных чехлов, как правило, меньше, чем псевдопаренхиматических и двойных, что применительно к исследуемому району иллюстрируют данные табл. 2 при сравнении в пределах зон.

Тот факт, что уменьшение радиуса корня и снижение толщины чехлов просматривается в пределах отдельных подвыборок, т.е. на уровне групп микориз с разными чехлами, по нашему мнению, позволяет говорить о более или менее прямой, возможно, о функциональной зависимости между рассматриваемыми параметрами и степенью загрязненности или нарушения территории. Учитывая, что соотношение микориз с чехлами разного сложения в градиенте загрязнения меняется, можно предположить, что реакции, установленные для всей совокупности микориз, отчасти обусловлены также изменением представленности микориз с разными чехлами в разных точках. Например, наблюдаемое в общей выборке снижение

толщины чехлов вблизи предприятия может быть связано с меньшей представленностью в этих условиях обычно наиболее мощных псевдопаренхиматических и двойных чехлов.

Уменьшение средней мощности грибных чехлов в условиях загрязнения описано в окрестностях крупного промузла с преимущественно газообразным типом загрязнения среды (Шкараба и др., 1991; Мехоношин, 1994), в то время как при эмиссиях тяжелых металлов наблюдается противоположная реакция - утолщение чехлов (Веселкин, 1997, 1999 а, 2001 а). Возможно, что снижение толщины можно интерпретировать как ослабление микоризообразования, но оценить последствия этого явления для растений, их роста и развития в настоящее время не представляется возможным.

Повышенное количество отмирающих клеток в микоризах с загрязненных территорий может свидетельствовать об интенсификации процессов отмирания микориз, об их повреждении. Это предположение тем более вероятно, что вблизи предприятия значительно возрастает обилие окончаний с глубокой потерей клеточного тургора. В ряде исследований установлены сходные реакции (Holopainen, 1989; Ritter et al., 1989). По нашему мнению, не будет ошибкой считать, что поглощающая активность микориз, в которых присутствуют отмирающие клетки, понижена. Поэтому, по всей вероятности, эту группу реакций можно рассматривать как ведущую к ухудшению минерального питания растений.

Таким образом, судя по анатомическим признакам, реакцию эктомикориз сосны на газообразное загрязнение среды (SO_2 , NO_2 , соединения фтора) можно описать как ослабление или повреждение. Это выражается в ухудшении состояния как растительного, так и грибного компонентов микоризных ассоциаций. Судя по рассмотренному комплексу признаков, можно предполагать, что функционирование микориз в условиях воздействия данного типа протекает менее эффективно, чем в фоновых лесах. Однако полученные данные не свидетельствуют о резком подавлении микоризообразования или о разрушении эктомикоризных ассоциаций.

По всей вероятности, установленные отличия в строении эктомикориз обусловлены преимущественным воздействием газообразных поллютантов на надземные, в первую очередь фотосинтезирующие, органы растений, что приводит к изменению активности процессов транслокации органических веществ в корневые системы и эктомикоризы. Подобное объяснение выдвинуто в качестве причины ослабления микоризообразования в лабораторных экспериментах с фумигацией семян (Ohtonen et al., 1993). Нельзя также исключить, что наблюдаемое ослабление микоризообразования может быть в некоторой степени связано с удобряющим воздействием промышленных выбросов, в которых присутствуют значительные количества диоксида азота. Заметим, что ослабление микоризообразования

действительно наблюдается при обильном внесении азотных удобрений (Лобанов, 1971; Рий, 1981) и в окрестностях предприятий по производству туков (Schaffers, Termorshuizen, 1989).

Сравнение данных настоящего исследования с результатами изучения реакции эктомикориз на загрязнение отходами медеплавильного производства (SO_2 в комплексе с Cd, Cu, Pb, Zn) показывает, что в обоих случаях имеются как довольно схожие реакции (например, относящиеся к изменению разнообразия микориз), так и различные, касающиеся в основном динамики признаков, характеризующих развитие грибоного чехла.

ЛИТЕРАТУРА

Веселкин Д.В. Реакция микоризных симбиозов ели и пихты на техногенное загрязнение // Проблемы лесной микологии и фитопатологии. М., 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. Реакция эктомикориз на техногенное воздействие: анатомический уровень // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии. Екатеринбург, 1999а. С. 11 - 18.

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

Веселкин Д. В. Исследования микоризных ассоциаций в зоне стационара (на примере эктомикориз) // Экологическая токсикология: Учеб. пособие. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001 а. С. 38 - 46.

Веселкин Д. В. Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с конкуренцией древостоя // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах/ НИСО УрО РАН. Екатеринбург, 2001 б. С. 112-125.

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

Коваленко А. Е. Роль эктомикоризных грибов в динамике лесных экосистем // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. В 2 т. СПб, 1998. Т.2. С. 25.

Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.

Любашевский Н.М., Токарь В.И., Щербаков С.В. Техногенное загрязнение окружающей среды фтором (экологические и медико-социальные аспекты). Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 235 с.

Мехоношин Л.Е. Экологические аспекты взаимоотношений лесных

растений и макромицетов в условиях промышленного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1994. 23 с.

Рий В. Ф. Удобрения, микоризность и приживаемость растений // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1981. С.18 - 22.

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

Трубина М. Р. Анализ состояния травянистой растительности в условиях хронического загрязнения кислыми газами: Дис. ... канд. биол. наук / Ин-т леса УрО РАН. Екатеринбург, 1996. 260 с.

Харли Дж. Биология микоризы // Микориза растений. М., 1963. С. 15-244.

Шемаханова Н. М. Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.

Шкараба Е. М., Переведенцева Л. Г., Мехоношин Л. Е. Консортивные связи лесных растений с грибами в условиях промышленного загрязнения // Экология. 1991. № 6. С. 12 - 17.

Ярмишко В.Т. Особенности развития корневых систем сосны // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990. С. 84 - 94.

Adams M.B., O'Neill E.G. Effects of ozone and acids deposition on carbon allocation and mycorrhizal colonization of *Pinus taeda* L. seedlings // Forest Sci. 1991. Vol. 37, N 5. P. 5 - 16.

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

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

Kowalski S. et al. Mycorrhizal species composition and infection patterns in forest plantations exposed to different levels of industrial pollution // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. Pt. 1. P. 249 - 256.

Kropáček K. et al. The mycorrhizal inoculation potential of forest soil exposed to different pollution stress // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. Pt. 1. P. 271 - 278.

Meier S. et al. Growth, ectomycorrhizae and nonstructural carbohydrates of loblolly pine seedlings exposed to ozone and soil water deficit // Environ. Pol. 1990. Vol. 64, N 1. P. 11 - 27.

Ohtonen R. et al. A review of forest soil biology under the influence of gaseous pollutants and CO₂ // Aquilo Ser. Bot. 1993. Vol. 32. P. 41 - 54.

Perrin R., Estivalet D. Mycorrhizal associations and forest decline (yellowing of spruce) // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal As-

soc. Praha, 1989. Pt. 1. P. 381 - 388.

Reich P.B. et al. Effects of O₃, SO₂ and acidic rain on mycorrhizal infection in northern red oak seedlings // *Can. J. Bot.* 1985. Vol. 63, N 11. P. 2049 - 2055.

Ritter T., Kottke I., Oberwinkler F. Vitality and ageing of the ectomycorrhizae of damaged and undamaged trees // *Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. Pt. 1. P. 415 - 421.*

Schaffers A.P., Termorshuizen A.J. A field survey on the relation between air pollution, stand vitality and occurrence of fruitbodies of mycorrhizal fungi, in plots of *Pinus sylvestris* // *Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. Pt. 1. P. 449 - 454.*