

УДК 581.557.24

## РЕАКЦИЯ ЭКТОМИКОРИЗ *PINUS SYLVESTRIS* НА АЭРОТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПОЧВЫ СВИНЦОМ В ГОРОДСКИХ УСЛОВИЯХ

Л. А. Савельев, А. В. Кикеева

Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Рассмотрено разнообразие и морфолого-анатомическое строение эктомикориз *P. sylvestris* в условиях аэротехногенного загрязнения почв соединениями свинца. При валовом содержании металла, в 3–4 раза превышающем ПДК, не происходит подавления процесса микоризообразования. Установлено влияние металла на параметры морфологического и анатомического строения микоризы. Показано увеличение плотности и изменение длины в градиенте концентрации, увеличение доли мицелиального чехла на 5 %, увеличение плотности клубневидной и простой формы при содержании свинца, равном 3 и 4 ПДК. В условиях накопления поллютанта по профилю почвы 0–20 см уменьшается количество грибных чехлов подтипа В. Происходит подавление формирования чехлов плектенхиматического типа (на 18 %) и небольшое увеличение количества псевдопаренхиматического (на 6 %).

Ключевые слова: эктомикориза; микоризообразование; *Pinus sylvestris*; свинец; микоризный спектр и плотность; мицелиальные чехлы.

## L. A. Savel'ev, A. V. Kikeeva. THE REACTION OF ECTOMYCORRHIZA *PINUS SYLVESTRIS* ON AERIAL TECHNOGENIC POLLUTION OF SOIL LEAD IN AN URBAN ENVIRONMENT

The diversity and morphological and anatomical structure of *P. sylvestris* ectomycorrhizae under air-borne industrial pollution of soils with lead compounds was studied. Gross lead content being 3–4-fold higher than the MPC, no suppression of the micorrhization process was observed. The concentration of the metal was found to have effect on the density of certain forms of ectomycorrhizae and their anatomical parameters. Where gross lead content in the upper soil layer was equal to 3 MPC, there was an increase in the density of the tuberous form, while at 4x MPC the simple form gained in density. The density of the other forms of micorrhizae varied depending on the depth of formation, while the heavy metal concentration only added to this effect. As the metal storage rose to 4x MPC, the proportion of root tips increased by 5 %. As the pollutant accumulated in top 20 cm of the soil profile, the number of root tips of type B declined. The formation of plectenchymal root tips was inhibited (by 18 %) and the amount of pseudoparenchymal root tips slightly increased (6 %).

Key words: ectomycorrhiza; mycorrhization; *Pinus sylvestris*; lead; mycorrhizal spectrum and density; root tips.

## Введение

Городские территории, как правило, интенсивно загрязнены содержащимися в почвах тяжелыми металлами [Baxter et al., 1999; Cairney, Mehard, 1999], которые сохраняют токсические свойства в течение длительного времени [Ягодин и др., 1989]. По данным исследователей [Федорец и др., 2015], приоритетным загрязнителем почв города Петрозаводска является свинец, его валовое содержание в них – до 34 ПДК. Кроме того, выявлены высокие показатели валового содержания меди (до 2,5 ПДК), никеля (до 2 ПДК) [Новиков, 2014], цинка (2,5 ПДК) и марганца (2,8 ПДК) [Федорец и др., 2015]. В целом тенденция их накопления характерна для верхних слоев урбанозема, что говорит об аэротехногенном поступлении веществ в почву.

Основным источником воздушного загрязнения почв свинцом в Петрозаводске является автотранспорт. Во второй половине 20 века в качестве основной антидетонационной присадки использовали тетраэтилсвинец, вплоть до его официального запрета в 2003 году [ФЗ от 22 марта 2003 г. N 34-ФЗ]. Свинцовые соединения удаляются из двигателя с выхлопными газами. Благодаря слабой интенсивности ветра и нисходящему движению воздушных масс, которые, как показывают исследования [Федорец, Медведева, 2005], характерны для Петрозаводска, происходит накопление вредных примесей в приземном слое воздуха. Затем они оседают на почве и придорожной растительности с последующей биоаккумуляцией. Как следствие, аэротехногенное загрязнение децентрализовано и рассредоточено по территории всего города, относительно равномерно проявляясь в непосредственной близости от крупных автомагистралей.

Основное количество тяжелого металла оседает на почву в пределах 10–15 м от автодорог и концентрируется в слое глубиной до 15 см [Федорец и др., 2005]. Около крупных автомагистралей свинцом загрязняется полоса земли шириной 50–100 см [Савицкене и др., 1993]. Установлено, что содержание свинца в почвах вблизи автодорог в десятки, а иногда и в сотни раз превышает фоновые значения [Лепнева, 1987; Сает, 1987].

Имеющиеся литературные данные свидетельствуют о неоднозначности реакций эктомикоризных структур в зависимости от пути поступления и типа поллютанта. Описаны различные адаптивные механизмы на газообразное и эмиссионное загрязнение [Шкараба и др., 1991; Веселкин, 2005].

Поскольку для древесных пород бореальной зоны характерной является облигатная микотрофность, то исследование реакции микоризных окончаний на техногенное воздействие представляет не только теоретический, но и практический интерес. Степень микотрофности древесных пород обычно коррелирует с их устойчивостью к атмосферному загрязнению, именно микоризы могут использоваться для комплексного мониторинга состояния экосистем – выступать индикаторами их нарушенности [Веселкин, 2006].

В настоящей работе описаны особенности микоризного спектра, морфолого-анатомических параметров сосущих окончаний *Pinus sylvestris* в почвах города Петрозаводска в зависимости от глубины их формирования и концентрации свинца.

## Материалы и методы

Объектом исследования являлись корни *P. sylvestris*. Работы проведены на территории города Петрозаводска с различной степенью техногенного воздействия на почвы тяжелых металлов, в частности свинца. Выделены три участка и заложены временные пробные площади по 500 кв. м каждая.

Сбор материала проводили в соответствии с рекомендациями [Селиванов, 1981] в конце вегетационного сезона с сентября по октябрь 2012–2014 гг.

Все образцы корней *P. sylvestris* отобраны в подкроновом пространстве специальной рамкой объемом 1 дм<sup>3</sup>. Точки отбора размещены случайно. Поскольку основная масса корней сосредоточена на глубине до 20 см [Семенова, 1980], отбор производился на глубинах 0–10 и 10–20 см последовательно с пятикратной повторностью, не снимая подстилки. Параллельно отбирали почву на химический анализ, подготовка, обработка и проведение которого выполнены сотрудниками центра коллективного пользования «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН. Определение концентрации

Таблица 1. Концентрация свинца (мг/кг) в почвах исследуемых участков

Участок	Глубина отбора, см	Pb, мг/кг
Контроль	0–10	22,1
	10–20	10,5
Окраина	0–10	94,4
	10–20	9,3
Центр	0–10	127
	10–20	14,1

свинца выполнено методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии (табл. 1).

Оценку уровня загрязнения почв свинцом проводили, используя принятые предельно допустимые [ГН 2.1.7.2041–06] и ориентировочно допустимые [ГН 2.1.7.2511–09] концентрации, фоновые региональные показатели металла для Карелии [Федорец и др., 2015] и местный фон – концентрацию свинца в почвах города Петрозаводска [Федорец и др., 2015]. Согласно этим данным, ПДК валового содержания свинца в почве составляет 32 мг/кг, региональный фон – 15,5 мг/кг, местный фон – 35,3 мг/кг.

Первый участок (рис. 1) – центральная часть города с развитой транспортной инфраструктурой, на территории мемориального парка «Черный тюльпан». Почва сильно нарушенная урбоподзолистая. Подстилка из перегноя трав и хвои, местами не сформирована или уничтожена. Древостой *P. sylvestris* 2 класса бонитета. Согласно данным химического анализа, показатель валового содержания свинца в верхнем слое почвы (0–10 см) здесь – 4 ПДК, превышение фонового значения по республике в верхнем слое – 8, превышение местного фона – 3,5.

Второй – западная окраина города, в 3,5–4 км от центра, вблизи автозаправочной станции в непосредственной близости от автомагистрали. Почва агроподзолистая. Древостой 3 класса бонитета с примесью ели и березы. Подстилку составляют отмершие хвоинки и опад лиственных деревьев. Содержание свинца – 3 ПДК, превышение фонового значения по Карелии в верхнем слое – 6, местного фона – 2,7.

Третий, контрольный участок – территория произрастания *P. sylvestris* Ботанического сада Петрозаводского государственного университета. Почва среднеподзолистая. Подстилка состоит из хвойного опада, остатков мха. Древостой 2 класса бонитета. По нашим данным, превышение ПДК, регионального и местного фона не наблюдается.

Камеральная обработка собранного материала использована для изучения блока морфолого-анатомических характеристик строения микоризных окончаний, анализ которых дает представление о наличии или отсутствии сдвигов в процессе микоризообразования.

Тонкие корни последнего порядка отбирались из почвенных монолитов, при необходимости аккуратно промывались проточной водой и фиксировались в смеси этилового спирта, глицерина и дистиллированной воды, взятых в пропорциях 1:1:1. Изучались при помощи стереоскопического микроскопа МБС-10 при увеличении 8×2.

Плотность определяли количеством эктомикориз, подсчитанным на 10 см корня растения [Лобанов, 1971]. Интенсивность процесса микоризации оценивали отношением числа корневых окончаний, инфицированных микоризообразователем, к общему числу имеющихся.

Использована классификация морфотипов *P. sylvestris* [Семенова, 1980] для определения признаков морфологического строения, в число которых входят микоризный спектр (процентное содержание каждой формы или ее отсутствие) каждого исследуемого участка и плотность разветвленных микоризных структур.

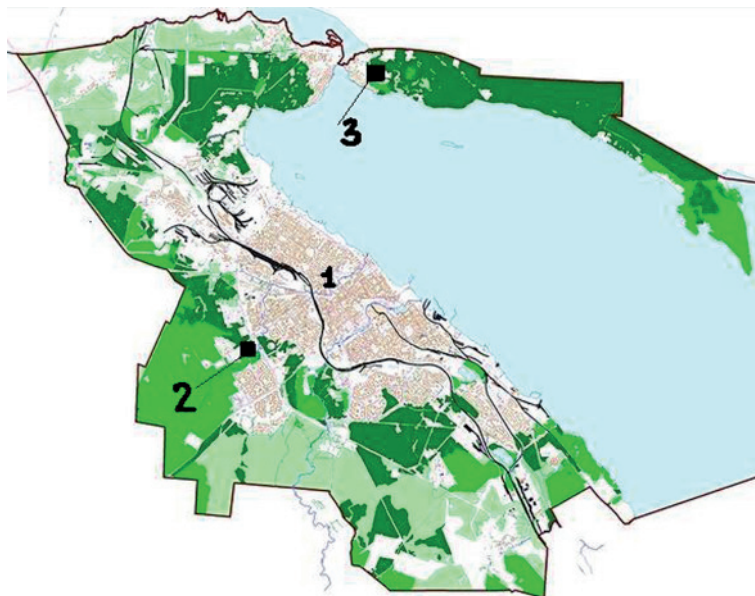


Рис. 1. Схема расположения участков отбора проб:

1 – центр; 2 – окраина; 3 – контроль

Поперечные срезы фиксированного материала толщиной 10–15 мкм готовили вручную и изучали без окрашивания при помощи микроскопа Leica DFC 290 с увеличением 10×10, 10×20, 10×40. Всего просмотрено порядка 1000 срезов. Определяли наличие или отсутствие грибного чехла, его толщину, подтип (по [Селиванов, 1981]), радиус микоризного окончания, наличие и глубину распространения сети Гартига. На основе полученных данных рассчитывали долю чехла в объеме микоризного окончания [Веселкин, 2003].

Статистическая обработка результатов проведена с использованием серий парного сравнения, однофакторных и двухфакторных дисперсионных анализов с последующим парным сравнением критерием Тьюки. Для оценки взаимозависимости форм микоризного спектра сделан корреляционный анализ с использованием коэффициента Пирсона ( $r$ ).

## Результаты и обсуждение

На исследуемых трех участках города Петро-заводска все тонкие корни последнего порядка *P. sylvestris* преобразованы в эктомикоризы.

Микоризный спектр *P. sylvestris* представлен восемью формами. Характерно, что в среднем 50 % во всех просмотренных образцах корней составляет вильчатая форма микоризы (рис. 2). В градиенте концентрации загрязнителя эта типичная для рода *Pinus* форма не претерпевает сильных изменений.

На плотность различных форм эктомикориз оказывает существенное влияние глубина

их формирования и концентрация тяжелого металла в почве (до 4 ПДК в верхнем слое без превышения в нижнем слое урбоподзолистой почвы) (табл. 2). Причем действие каждого фактора проявляется как самостоятельно, так и в сочетании с другим.

Содержание металла (значение критерия Фишера  $F=4,6$ ; при уровне значимости  $p < 0,05$ ; число степеней свободы  $df = 3,54$ ) в почве влияет на формирование простой и клубневидной ( $F = 4,6$ ) форм. В почвах центра города плотность простой формы выше (10 в верхнем слое и 7 в нижнем), чем в почвах контроля (6 и 6 соответственно). Плотность клубневидной формы возрастает в почвах окраины (4 и 1 по сравнению с контролем – 2 и 0).

Изменение плотности четковидной ( $F = 9,2$ ) и коралловидной ( $F = 39,2$ ) форм находится в зависимости от глубины, на их формирование содержание свинца не оказывает влияния. Плотность четковидной формы в нижнем слое на контроле (2) вдвое ниже, чем в верхнем (4). Плотность коралловидной снижается с глубиной на всех участках (с 4 до 2 на контроле, с 6 до 2 на окраине, с 4 до 3 в центре).

Влияние каждого фактора в отдельности, а также их сочетанного действия существенно для изогнутой формы. В большей степени проявляется влияние глубины формирования ( $F = 33,3$ ). С глубиной плотность уменьшается в почве контроля (с 6 до 1) и окраины города (с 1 до 0). С увеличением содержания тяжелого металла в почве ( $F = 25$ ) изменяется так же – на окраине (2 в верхнем слое, 0 в нижнем) и в центре до полного отсутствия (6 и 1). Совместное влияние факторов

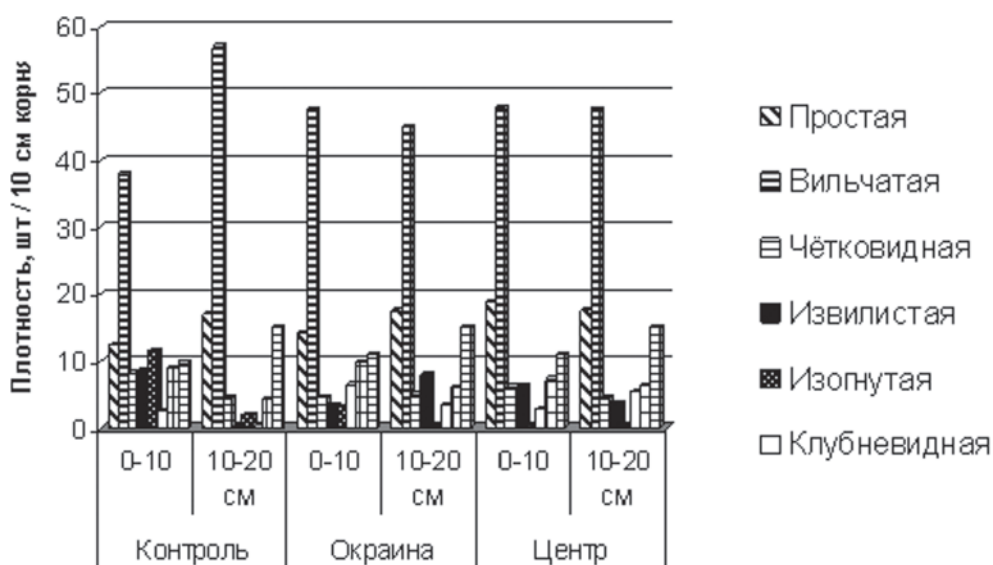


Рис. 2. Микоризный спектр *P. sylvestris* на различных участках при разной глубине отбора

Таблица 2. Плотность различных форм эктомикориз *P. sylvestris* в почвах разных участков города (по результатам серии двухфакторных дисперсионных анализов)

Форма эктомикоризы	Глубина отбора, см	Участки отбора		
		контроль	окраина	центр
Простая	0–10	6,0 ± 0,6	8,0 ± 1,1	10,0 ± 1,3**
	10–20	6,0 ± 0,4	7,0 ± 1,1	7,0 ± 0,8**
Вильчатая	0–10	19,0 ± 0,6	27,0 ± 2	26,0 ± 2,3
	10–20	20,0 ± 1,4	18,0 ± 1,7	21,0 ± 2,6
Четковидная	0–10	4, ± 0,4	3,0 ± 0,7	3,0 ± 0,7
	10–20	2, ± 0,6	2,0 ± 0,6	2,0 ± 0,7
Извилистая	0–10	4,0 ± 0,4	2,0 ± 0,7	3,0 ± 0,8
	10–20	0	3,0 ± 0,3	2,0 ± 0,6
Изогнутая	0–10	6,0 ± 0,4	2,0 ± 0,9*	0**
	10–20	1,0 ± 0,6	0*	0**
Клубневидная	0–10	1,0 ± 0,5	4,0 ± 1,2*	2,0 ± 0,5
	10–20	0	1,0 ± 0,4*	2,0 ± 0,6
Коралловидная	0–10	4,0 ± 0,3	6,0 ± 0,5	4,0 ± 0,5
	10–20	2,0 ± 0,6	2,0 ± 0,6	3,0 ± 0,3
Комплексная	0–10	5,0 ± 0,4	6,0 ± 0,7	6,0 ± 0,5
	10–20	5,0 ± 0,4	6,0 ± 0,4	6,0 ± 0,6

Примечание. Достоверное ( $F_{\text{глубина}}(0,05; 1; 54)$ ,  $F_{\text{свинец}}(0,05; 2; 54)$ ,  $F_{\text{глубина} \times \text{свинец}}(0,05; 2; 54)$ ) различие значений: \*контроля и окраины, \*\*контроля и центра. Окрашенные ячейки – различие значений между слоями почвы 0–10 и 10–20 см.

( $F = 13,5$ ) ослабляет силу действия каждого. Увеличение содержания металла до 4 ПДК приводит к исчезновению этой формы, что делает невозможным влияние второго фактора.

Плотность вильчатой ( $F = 7,9$ ) и извилистой ( $F = 13,6$ ) форм зависит от глубины их формирования. Вероятно, оказывают влияние физико-механические факторы, изменение которых прослеживается по профилю почвы. Влияние концентрации свинца проявляется только при совместном действии факторов ( $F = 3,7$ ;  $F = 12,4$ ). С глубиной плотность вильчатой формы уменьшается в почве окраины (с 27 до 18) и центра города (с 26 до 21). Плотность извилистой уменьшается в почве контроля (с 4 до 0) и центра (с 3 до 2).

Для комбинированной формы эктомикоризы влияние факторов не установлено.

Установлено, что между варьированием плотности различных форм эктомикориз внутри конкретного слоя почвы каждого участка существуют взаимозависимости. В верхнем слое почвы контрольного участка с увеличением плотности простой формы возрастает плотность и коралловидной ( $r = 0,6$ ;  $p < 0,05$ ). Внутри нижнего слоя (10–20 см) с увеличением плотности вильчатой формы эктомикоризы уменьшаются плотности простой ( $r = -0,6$ ), изогнутой ( $r = -0,8$ ) и комбинированной ( $r = -0,9$ ) форм. Плотность изогнутой формы зависит от четковидной ( $r = 0,7$ ) и комбинированной ( $r = 0,8$ ) форм.

В верхнем слое почвы окраины города плотность простой формы имеет обратную

зависимость с изогнутой ( $r = -0,6$ ), а вильчатая форма – прямую зависимость с комбинированной ( $r = 0,6$ ) формами. В нижнем слое с увеличением плотности простой снижается плотность вильчатой формы ( $r = -0,6$ ).

В почве центральной части города в верхнем слое увеличение плотности четковидной формы зависит от повышения плотности простой ( $r = 0,6$ ) и снижения вильчатой ( $r = -0,6$ ) форм. Плотность извилистой формы обратно пропорциональна комбинированной ( $r = -0,6$ ). В нижнем пробном слое увеличение плотности четковидной формы зависит от снижения формирования клубневидной ( $r = -0,7$ ).

Зависимость формирования микоризных структур от глубины распространения и градиента концентрации свинца в почве проявляется изменением их параметров (табл. 3).

Действие двух факторов ( $F = 88$  и  $F = 7,1$ ) с выраженным влиянием глубины формирования значимо для плотности эктомикориз. С глубиной плотность снижается на 29 % (с 49 до 35) на контроле, на 32 % (с 57 до 39) на окраине и на 20 % (с 54 до 43) в центре города. Поскольку значимых различий между значениями плотности эктомикориз на окраине и в центре города не установлено, то можно утверждать, что с увеличением валового содержания свинца до 4 ПДК в верхнем слое происходит увеличение плотности на 10 %, в нижнем на 23 %. Это необходимо для компенсации площади всасывания питательных веществ в связи с частичной блокировкой транспортных белков тяжелыми металлами.



Таблица 3. Параметры микоризных структур в почвах разных участков города с различной глубиной отбора материала (по результатам серии двухфакторных дисперсионных анализов)

Параметры эктомикориз	Глубина отбора, см	Участки отбора		
		контроль	окраина	центр
Плотность	0–10	49,0 ± 2,0	57 ± 3,0 *	54,0 ± 2,0 **
	10–20	35,0 ± 1,0	39 ± 1,0 *	43,0 ± 2,0 **
Длина, мм	0–10	8,3 ± 0,3	8,8 ± 0,4 *	6,5 ± 0,2 **
	10–20	8,8 ± 0,4	9,6 ± 0,5 *	7,8 ± 0,3 **
Плотность сложных микориз	0–10	31,0 ± 1,9	44,0 ± 2,7 *	41,0 ± 2,0 **
	10–20	27,0 ± 0,9	29,0 ± 1,7 *	34,0 ± 2,0 **
Общий радиус микоризного окончания, мкм	0–10	202,0 ± 2,0	202,0 ± 3,0 ***	216,0 ± 2,0 **
	10–20	199,0 ± 2,0	207,0 ± 3,0 ***	217,0 ± 1,0 **
Радиус корня в микоризном окончании, мкм	0–10	160,0 ± 1,0	165,0 ± 3,0 *	165,0 ± 1,0 **
	10–20	158,0 ± 1,0	165,0 ± 2,0 *	164,0 ± 1,0 **
Толщина чехла в микоризном окончании, мкм	0–10	42,0 ± 2,0	38,0 ± 1,0 ***	51,0 ± 2,0 **
	10–20	42,0 ± 3,0	42,0 ± 2,0 ***	53,0 ± 2,0 **
Доля чехла в микоризном окончании, %	0–10	37,0	34,0 *	42,0 **
	10–20	37,0	36,0 *	43,0 **

Примечание. Достоверное ( $F_{\text{глубина}}$  (0,05; 1; 54),  $F_{\text{свинец}}$  (0,05; 2; 54),  $F_{\text{глубина} \times \text{свинец}}$  (0,05; 2; 54)) различие значений: \*контроля и окраины, \*\*контроля и центра, \*\*\*окраины и центра. Окрашенные ячейки – различие значений между слоями почвы 0–10 и 10–20 см.

Действие двух факторов ( $F = 18$  и  $F = 9,3$ ) с преобладанием влияния концентрации свинца значимо для изменения длины микоризных структур. С глубиной она увеличивается (с 8,8 до 9,6 мм) в почвах окраины города. При достижении 3 ПДК длина микоризы увеличивается на 0,5 мм в верхнем слое и на 0,8 мм в нижнем слое (с 8,3 до 8,8 и с 8,8 до 9,6 мм) по сравнению с контролем. При достижении 4 ПДК – уменьшается на 1,8 мм в верхнем слое и на 1 мм в нижнем слое почвы (с 8,3 до 6,5 и с 8,8 до 7,8 мм). Уменьшение размера свидетельствует, вероятно, о повреждающем действии высоких концентраций (больше 3 ПДК) свинца на микоризное окончание.

Влияние каждого фактора ( $F = 28,3$  и  $F = 10,2$ ) с решающим значением глубины формирования, а также их суммарного эффекта ( $F = 4$ ) существенно для плотности разветвленных – сложных – форм эктомикориз. Так, плотность уменьшается на окраине на 34 %, в центре на 17 % (с 44 до 29, с 41 до 34). В градиенте концентрации ПДК – 4 ПДК плотность увеличивается до 32 % в верхнем слое и на 26 % в нижнем слое. Вероятно, разветвление является приспособительной реакцией на действие загрязняющего вещества. Тенденция изменения формы микориз – увеличение доли разветвленных форм – в градиенте загрязнения почвы тяжелыми металлами согласуется с литературными данными [Ярмишко, 1984; Веселкин, 1996]. Взаимодействие факторов проявляется в ослаблении непосредственного влияния другого фактора на признак. Так, увеличение содержания металла по профилю приводит к увеличению

образования разветвленных форм эктомикоризы в верхнем и нижнем слоях почвы.

Параметры анатомического строения эктомикориз варьируют в зависимости от содержания свинца в почве. Фактор глубины формирования не проявляется ни самостоятельно, ни при совместном действии с металлом-загрязнителем.

Общий радиус микоризного окончания ( $F = 28,6$ ) и толщина мицелиального чехла ( $F = 24,3$ ) микоризных структур в почвах контроля и окраины города значимо не отличаются. В диапазоне концентраций металла от 3 до 4 ПДК общий радиус микоризного окончания увеличивается на 7 % в верхнем слое и 5 % в нижнем слое почвы (с 202 до 216 и с 207 до 217 мкм). Толщина мицелиального чехла увеличивается на 34 и 26 % (с 38 до 51 и с 42 до 53 мкм) соответственно.

Радиус корня ( $F = 8,1$ ) и доля мицелиального чехла ( $F = 18,7$ ) в микоризном окончании изменяются в градиенте концентрации от контроля к центру. Радиус корня увеличивается в градиенте ПДК – 4 ПДК на 3 % в верхнем слое и на 4 % в нижнем (от 160 до 165 и от 158 до 164 мкм).

Доля грибного чехла в градиенте ПДК – 3 ПДК уменьшается на 3 % в верхнем слое и на 1 % в нижнем слое (с 37 до 34 и с 37 до 36 % соответственно). При возрастании содержания металла до 4 ПДК – увеличивается на 5 и 6 % (по сравнению с контролем – с 37 до 42 и с 37 до 43 %).

Увеличение доли грибного симбионта оказывается связанным с увеличением концентрации металла. Эти выводы согласуются

с исследованиями ряда авторов, в работах которых показана функция накопления тяжелого металла посредством связывания грибным симбионтом тяжелых металлов в виде комплексов, а также его подверженность влиянию концентрации свинца, который может замещать в структуре белков ионы других металлов (Ca 2+, Mg 2+ и др.) [Leyval et al., 1997].

Разнообразие мицелиальных чехлов *P. sylvestris* представлено 7 подтипами (А, В, С, F, G, J, SR) (рис. 3).

Богатство чехлов находится в непосредственной зависимости от разнообразия присутствующих в почве видов микоризных грибов, которые формируют специфичные для них грибные чехлы [Селиванов, 1981; Мартикайнен, 1985]. А структурное разнообразие чехлов целесообразно рассматривать в качестве функционального параметра техногенной трансформации среды [Веселкин, 2006].

В верхних слоях почвы опытных участков – с высокими концентрациями при аэротехногенном поступлении – не выявлено влияния свинца на формирование подтипов мицелиальных чехлов. Валовое содержание металла, равное 3–4 ПДК, в верхнем 10-см слое почвы не оказывает существенного влияния – стимулирующего или угнетающего – на формирование того или иного подтипа грибного чехла.

Среднее содержание металла по профилю почвы 0–20 см (51,9 на окраине и 70,6 мг/кг в центре города, что соответствует

1,6 и 2,2 ПДК соответственно) достоверно влияет на формирование чехла подтипа В ( $F = 9,8$ ;  $p < 0,05$ ;  $df = 2,4$ ). С его увеличением в 20-см слое почвы количество чехлов этого подтипа уменьшается (со 157 до 98) (табл. 4). Кроме того, в центре уменьшается число плектенхиматических чехлов (с 216 на контроле до 156). Наблюдается возрастание числа чехлов псевдопаренхиматического типа (с 98 до 117) за счет увеличения количества чехла F (с 59 до 117). Снижение числа бесструктурных чехлов (с 20 до 59) оказывается не связанным с увеличением концентрации металла. Эти выводы частично не согласуются с данными работ по изменению параметров эктомикориз в условиях загрязнения почвы промышленными выбросами [Веселкин, 2006]. Вероятно, увеличение доли сложных чехлов в градиенте загрязнения можно рассматривать как специфическую реакцию грибного симбионта на воздействие загрязняющего вещества. Содержание свинца в почве менее или равное 4 ПДК не является достаточным для выраженного токсического воздействия на растительный и грибной компоненты симбиоза, которое могло бы проявиться подавлением формирования чехлов всех типов и, как следствие, выраженным увеличением числа бесструктурных чехлов, а также потерей тургора клеток корня *P. sylvestris*.

Известно, что изменение физико-химических показателей почв приводит к изменению состава эктомикоризных грибов [Чумак, 1981].

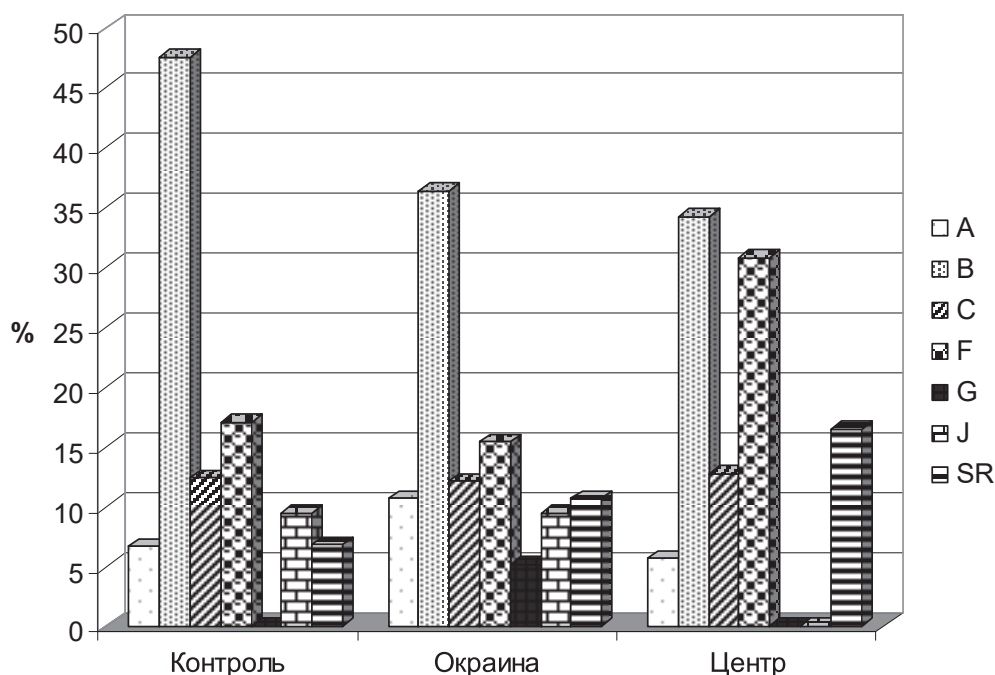


Рис. 3. Разнообразие мицелиальных чехлов *P. sylvestris* в почвах различных участков города

Таблица 4. Разнообразие мицелиальных чехлов (шт.) *P. sylvestris* разных участков в верхнем 20-см слое почвы (по результатам серии попарных сравнений)

Тип	Подтип чехла	Участки отбора		
		контроль	окраина	центр
Плектенхиматические	A	20 ± 2	37 ± 2*	20 ± 2***
	B	157 ± 2**	110 ± 1*	98 ± 2***
	C	39 ± 2	37 ± 2	39 ± 2
	Всего	216	183	156
Псевдопаренхиматические	F	59 ± 2	55 ± 2**	117 ± 1***
	G	0	18 ± 1*	0***
	J	39 ± 2**	37 ± 2***	0
	Всего	98	110	117
Бесструктурные	SR	20 ± 2**	37 ± 2*	59 ± 2**

Примечание. Достоверное ( $t(0,05; 4) > 90$ ) различие значений: \*контроля и окраины, \*\*контроля и центра, \*\*\*окраины и центра.

Набор подтипов чехлов на глубине 0–20 см значительно различается на разных участках отбора (табл. 4). Так, количество чехлов подтипа A в почве окраины города повышается, количество F резко увеличивается в центре, C – почти не изменяется на всех участках, G – отсутствует везде, кроме окраины, J – отсутствует в центре. Количество бесструктурных чехлов увеличивается от контроля к центру, но оказывается не связанным с увеличением содержания в почвах тяжелого металла. Разнообразие, возможно, связано с различием состава эктомикоризных грибов в почвах этих участков, наличием (отсутствием) насаждений других видов древесных растений, а также с разной степенью антропогенного преобразования среды.

Поскольку не проводилось определение видов грибов-микоризообразователей, то говорить об изменении их состава в связи с изменением концентрации металла до 4 ПДК не представляется возможным. В нашем случае можно говорить лишь о том, что содержание свинца в почве до 2 ПДК в верхнем 20-см слое оказывает угнетающее воздействие на формирование чехла подтипа B, вызывает уменьшение на 18 % количества чехлов плектенхиматического типа и на 6 % увеличивает количество чехлов псевдопаренхиматического типа.

Поверхности чехлов в верхнем почвенном слое в большинстве случаев гладкие. В нижнем слое почвы на участках окраины города и центра количество чехлов с гладкой поверхностью уменьшается по сравнению с контролем. А длина и количество выходящих из чехла в почву гиф резко возрастает. Вероятно, это может быть механизмом адаптации для поглощения питательных веществ из ризосферы *P. sylvestris* посредством развития большей площади мицелия гриба.

Проникновение сети Гартига в межклетники ризодермы *P. sylvestris* неоднородно, различается по количеству оплетенных слоев клеток корня растения. На контрольном участке встречается оплетение одного-двух слоев клеток. Увеличение количества слоев сети происходит на участках окраины и центра города. Крайне редко встречается также оплетение всех слоев клеток ризодермы и проникновение гиф в осевой цилиндр корня.

## Выводы

У *Pinus sylvestris*, произрастающей в городских условиях, не происходит подавления процессов микоризообразования при валовом содержании в почве свинца, в 3–4 раза превышающем допустимые значения. Преобразование в микоризные структуры претерпевают 100 % корней. Интенсивность микоризации не снижается.

Изменение валового содержания свинца в почве влияет на плотность различных форм микоризных структур. При накоплении в верхнем слое почвы 3 ПДК происходит увеличение плотности клубневидной формы, 4 ПДК – простой формы. Плотность остальных изменяется в зависимости от глубины формирования, и действие концентрации тяжелого металла проявляется только при совместном влиянии факторов.

Изменение общей плотности и плотности сложных эктомикориз зависит в большей степени от глубины формирования в почве. С глубиной параметры уменьшаются на 20–30 %. В градиенте концентрации ПДК – 4 ПДК происходит увеличение общей плотности на 10–20 %, плотности сложных – на 20–30 %.

Содержание металла, равное 4 ПДК, оказывает повреждающее действие на микоризу,



проявляющееся уменьшением ее длины на 22 %.

Параметры анатомического строения эктомикоризы изменяются в зависимости от концентрации металла в почве. При содержании свинца менее 3 ПДК радиус корня увеличивается на 3 %. При увеличении концентрации до 4 ПДК происходит увеличение толщины грибного чехла в среднем на 30 % и его доли на 5 %.

Высокие концентрации в слое почвы 0–10 см не оказывают существенного влияния на формирование определенных подтипов грибных чехлов. Увеличение среднего содержания свинца по профилю 0–20 см до 2 ПДК угнетает образование чехла подтипа В, общего числа чехлов плектенхиматического типа (на 18 %), а также незначительно стимулирует формирование чехлов псевдопаренхиматического типа (на 6 %). Увеличение доли псевдопаренхиматических чехлов свидетельствует о специфической устойчивости определенной группы грибов-микоризообразователей к его воздействию.

## Литература

- Веселкин Д. В. Микоризные грибы как индикаторы техногенных нарушений экосистем // Проблемы общей и прикладной экологии: материалы молодеж. конф. Екатеринбург, 1996. С. 29–40.
- Веселкин Д. В. Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 1. С. 22–29.
- Веселкин Д. В. Реакция эктомикориз на техногенное загрязнение различных типов // Сибирский экологический журнал. 2005. № 4. С. 753–761.
- Веселкин Д. В. Влияние загрязнения различных типов на разнообразие эктомикориз *Pinus sylvestris* // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40, вып. 2. С. 122–132.
- ГН 2.1.7.2041–06. Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве. Утв. Главным санитарным врачом РФ 19.01.2006. Изд. офиц. М.: ИИЦ Минздрава России, 2006. С. 15.
- ГН 2.1.7.2511–09. Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве. Утв. Главным санитарным врачом РФ 18.05.2009. Изд. офиц. М.: ИИЦ Минздрава России, 2009. С. 3.
- Гигиеническая оценка качества почвы населенных мест. Методические указания. (Утв. Минздравом РФ 07.02.1999). М.: Информ.-изд. центр Минздрава России, 1999. 38 с.
- Лепнева О. М., Обухов А. И. Состояние свинца в системе почва – растение в зонах влияния автомагистралей // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1987. С. 149–165.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-ть, 1971. 216 с.
- Мартикайнен Н. Ф. О стабильности морфолого-анатомических признаков микориз // Микосимбиотрофизм и другие консортивные отношения в лесах Севера. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1985. С. 82–92.
- Новиков С. Г. Радиальное распределение валового содержания и подвижных форм тяжелых металлов в почвах г. Петрозаводска на землях общего пользования // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 1. С. 330.
- Савицкене Н., Вайчюнене Я. А., Пясецкене А. А., Риспелис С. П., Абрахманов Х., Савицкас А. Б. Содержание тяжелых металлов в лекарственных растениях из разных придорожных зон в Литве // Раст. ресурсы. 1993. Т. 29, вып. 4. С. 23–30.
- Сагет Ю. Е. Нитрогенные геохимические аномалии свинца // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1987. С. 130–149.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Семенова Л. А. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1980. С. 103–133.
- Федеральный закон от 22 марта 2003 г. N 34-ФЗ «О запрете производства и оборота этилированного автомобильного бензина в Российской Федерации».
- Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Медведева М. В., Ахметова Г. В., Новиков С. Г., Ткаченко Ю. Н., Солодовников А. Н. Тяжелые металлы в почвах Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. 222 с.
- Федорец Н. Г., Медведева М. В. Эколого-микробиологическая оценка состояния почв г. Петрозаводска. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 96 с.
- Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Бахмет О. Н., Ткаченко Ю. Н. Почвы и почвенный покров Заонежья // Экологические проблемы освоения месторождения Средняя Падма. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. С. 20–34.
- Чумак Н. Ф. Микоризы, образуемые грибами рода *Suillus*, у сосны обыкновенной // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15, № 3. С. 202–207.
- 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.
- Шубин В. И. О плодотворности эктомикоризных грибов // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26, № 1. С. 261–264.
- Ягодин Б. А., Виноградова С. Б., Говорина В. В. Кадмий в системе почва – удобрения – растения – животные организмы и человек // Агрохимия. 1989. № 5. С. 118–130.
- Ярмишко В. Т. Оценка состояния подземных органов растений в условиях промышленного загрязнения // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пушкино: Наука, 1984. С. 230–231.
- Baxter J. W., Pickett S. T. A., Carreiro M. M., Dighton J. Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts // Can. J. Bot. 1999. Vol. 77, no. 77. P. 771–782.

Cairney J. W. G., Meharg A. A. Influences of anthropogenic pollution on mycorrhizal fungal communities // *Environ. Pollut.* 1999. Vol. 106. P. 169–182.

Leyval C., Turnau K., Haselwandter K. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and

function: physiological, ecological and applied aspects // *Mycorrhiza*. 1997. Vol. 7. P. 139–153.

Поступила в редакцию 04.07.2016

## References

Chumak N. F. Mikorizy, obrazuemye gribami roda *Suillus*, u sosny obyknovЕННОй [Mycorrhizae produced by fungi of the *Suillus* genus in the Scots pine]. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 1981. Vol. 15, no. 3. P. 202–207.

Federal'nyi zakon ot 22 marta 2003 g. N 34-FZ "O zaprete proizvodstva i oborota etilirovannogo avtomobil'nogo benzina v Rossiiskoi Federatsii" [Federal Law No. N 34-FZ dated March 22, 2003 "On Banning Production and Use of Leaded Gasoline in the Russian Federation"].

Fedorets N. G., Medvedeva M. V. Ekologo-mikrobiologicheskaya otsenka sostoyaniya pochv g. Petrozavodsk [Ecological and microbiological assessment of the soils in the city of Petrozavodsk]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2005. 96 p.

Fedorets N. G., Morozova R. M., Bakhmet O. N., Tkachenko Yu. N. Pochvy i pochvennyi pokrov Zaonezh'ya [Soils and soil cover in Zaonezhye]. *Ekologicheskie problemy osvoeniya mestorozhdeniya Srednyaya Padma* [Ecol. Problems of the Develop. of the Srednyaya (Middle) Padma Deposit]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2005a. P. 20–34.

Fedorets N. G., Bakhmet O. N., Medvedeva M. V., Akhmetova G. V., Novikov S. G., Tkachenko Yu. N., Solodovnikov A. N. Tyazhelye metally v pochvakh Karelii [Heavy metals in soils of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2015. 222 p.

Gigienicheskaya otsenka kachestva pochvy naselennykh mest. Metodicheskie ukazaniya. (Utv. Minzdravom RF 07.02.1999) [Hygienic assessment of soils quality in settlements. Guidelines. (App. by the RF Ministry of Health, Feb. 07, 1999)]. Moscow: Inform.-izd. tsentr Minzdrava Rossii, 1999. 38 p.

GN 2.1.7.2041–06. Predel'no dopustimye kontsentratsii (PDK) khimicheskikh veshchestv v pochve. Utv. Glavnym sanitarnym vrachom RF 19.01.2006. Izd. ofits. [Maximum permissible concentrations (MPC) of chemical substances in soils. Approved by the Chief Sanitary Inspector of the RF. 19.01.2006. Official ed.]. Moscow: IITs Minzdrava Rossii, 2006. P. 15.

GN 2.1.7.2511–09. Orientirovochno dopustimye kontsentratsii (ODK) khimicheskikh veshchestv v pochve. Utv. Glavnym sanitarnym vrachom RF 18.05.2009. Izd. ofits. [Approximate permissible concentrations (APC) of chemical substances in soils. Approved by the Chief Sanitary Inspector of the RF. 18.05.2009. Official ed.]. Moscow: IITs Minzdrava Rossii, 2009. P. 3.

Lepneva O. M., Obukhov A. I. Sostoyanie svintsy v sisteme pochva – rastenie v zonakh vliyaniya avtomagistralей [Lead in a soil-plant system exposed to highways influence]. *Svinets v okruzhayushchei srede* [Lead in Environment]. Moscow: Nauka, 1987. P. 149–165.

Lobanov N. V. Mikotrofnost' drevesnykh rastenii [Mycotrophy of woody plants]. Moscow: Lesn. prom-t', 1971. 216 p.

Martikainen N. F. O stabil'nosti morfologo-anatomicheskikh priznakov mikoriz [On the stability of morphological and anatomical features of mycorrhizae]. *Mikosimbioz i drugie konsortivnye otnosheniya v lesakh Severa* [Mycosymbiotrophism and Other Consortium Relationships in Northern Forests]. Petrozavodsk: KF AN SSSR, 1985. P. 82–92.

Novikov S. G. Radial'noe raspredelenie valovogo soderzhaniya i podvizhnykh form tyazhelykh metallov v pochvakh g. Petrozavodsk na zemlyakh obshchego pol'zovaniya [Radial content distribution of gross and active forms of heavy metals in soils of common use lands in Petrozavodsk]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Modern Problems of Sci. and Ed.]. 2014. No. 1. P. 330.

Savitskene N., Vaichyunene Ya. A., Pyasetskene A. A., Rispelis S. P., Abrakmanov Kh., Savitskas A. B. Soderzhanie tyazhelykh metallov v lekarstvennykh rasteniyakh iz raznykh pridorozhnykh zon v Litve [Heavy metals in medicinal plants from different road areas in Lithuania]. *Rast. resursy* [Plant Res.]. 1993. Vol. 29, iss. 4. P. 23–30.

Saet Yu. E. Nitropogennye geokhimicheskie anomalii svintsy [Nitro-induced geochemical anomalies of lead]. *Svinets v okruzhayushchei srede* [Lead in Environment]. Moscow: Nauka, 1987. P. 130–149.

Selivanov I. A. Mikosimbioz i drugie konsortivnye svyazi v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Soyuza [Mycosymbiotrophism as a form of consortium relationships in plant cover of the Soviet Union]. Moscow: Nauka, 1981. 232 p.

Semenova L. A. Morfologiya mikoriz sosny obyknovЕННОй v spelykh lesakh [Mycorrhizae morphology of the Scots pine in mature forests]. *Mikoriznye griby i mikorizy lesoobrazuyushchikh porod Severa* [Mycorrhizal Fungi and Mycorrhizae of Forest-forming Species in the North]. Petrozavodsk: KF AN SSSR, 1980. P. 103–133.

Shkaraba E. M., Perevedentseva L. G., Mekhonoshin L. E. Konsortivnye svyazi lesnykh rastenii s gribami v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya [Consortium relationships of forest plants and fungi under industrial pollution]. *Ekologiya* [Ecology]. 1991. No. 6. P. 12–17.

Shubin V. I. O plodonoshenii ektomikoriznykh gribov [On fruiting of ectomycorrhizal fungi]. *Khvoynye boreal'noi zony* [Conifers of a Boreal Zone]. 2009. Vol. 26, no. 1. P. 261–264.

Veselkin D. V. Mikoriznye griby kak indikatory tekhnogennykh narushenii ekosistem [Mycorrhizal fungi as indicators of anthropogenic disturbances of ecosystems]. *Problemy obshchei i prikladnoi ekologii: materialy*

molodezh. konf. [Problems of General and Applied Ecology: Proceed. of the Conf. of Young Scientists]. Ekaterinburg, 1996. P. 29–40.

Veselkin D. V. Izmenchivost' anatomicheskikh parametrov ektomikoriznykh okonchaniy raznogo stroeniya [Variability of anatomical parameters in ectomycorrhizal tips of different structure]. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 2003. Vol. 37, iss. 1. P. 22–29.

Veselkin D. V. Reaktsiya ektomikoriz na tekhnogennoe zagryaznenie razlichnykh tipov [Reactions of ectomycorrhizae to technogenic pollution of different types]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal* [Siberian Journal of Ecology]. 2005. No. 4. P. 753–761.

Veselkin D. V. Vliyaniye zagryazneniya razlichnykh tipov na raznoobrazie ektomikoriz *Pinus sylvestris* [Impact of different pollution on the ectomycorrhizae diversity in the *Pinus sylvestris*]. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 2006. Vol. 40, iss. 2. P. 122–132.

Yagodin B. A., Vinogradova S. B., Govorina V. V. Kadmii v sisteme pochva – udobreniya – rasteniya – zhivotnye organizmy i chelovek [Cadmium in

a soil-fertilizers-plants-animals system and humans]. *Agrokhiimiya* [Agrochemistry]. 1989. No. 5. P. 118–130.

Yarmishko V. T. Otsenka sostoyaniya podzemnykh organov rastenii v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya [Assessment of subterranean organs of plants exposed to industrial pollution]. Vliyaniye promyshlennykh predpriyatii na okruzhayushchuyu sredu [Impact of Industrial Enterprises on Natural Environment]. Pushchino: Nauka, 1984. P. 230–231.

Baxter J. W., Pickett S. T. A., Carreiro M. M., Dighton J. Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts. *Can. J. Bot.* 1999. Vol. 77, no. 77. P. 771–782.

Cairney J. W. G., Meharg A. A. Influences of anthropogenic pollution on mycorrhizal fungal communities. *Environ. Pollut.* 1999. Vol. 106. P. 169–182.

Leyval C., Turnau K., Haselwandter K. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. *Mycorrhiza*. 1997. Vol. 7. P. 139–153.

Received July 04, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Савельев Леонид Алексеевич

младший научный сотрудник лаб. динамики и продуктивности таежных лесов  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: Lideon.R@mail.ru

### Кикеева Анастасия Вячеславовна

биолог лаб. динамики и продуктивности таежных лесов  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: avkikeeva@mail.ru

## CONTRIBUTORS:

### Savel'ev, Leonid

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: Lideon.R@mail.ru

### Kikeeva, Anastasiya

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: avkikeeva@mail.ru