Научная статья
УДК 582.475.3:581.43:504.61
DOI: 10.37482/0536-1036-2026-5-89-106

Особенности микоризации и биомасса тонких корней ели сибирской в зоне влияния лесопромышленного комплекса

Т.А. Сизоненко*✉, *канд. биол. наук, науч. сотр.; ResearcherID: Q-1492-2015, ORCID: https://orcid.org/0000-0001-8184-4018
А.В. Манов, канд. с.-х. наук, науч. сотр.; ResearcherID: P-9089-2015, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-5070-0078
С.И. Наймушина, инженер 1-й кат.; ResearcherID: NWH-5552-2025, ORCID: https://orcid.org/0009-0005-5270-942X
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия;
tvorognikova@ib.komisc.ru✉, manov@ib.komisc.ru, naimushina@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 10.05.25 / Одобрена после рецензирования 29.06.25 / Принята к печати 01.07.25

Аннотация. Влияние газообразных поллютантов на состояние древесных растений таежной зоны является малоизученной и актуальной проблемой. Цель исследования заключалась в анализе особенностей микоризации и биомассы тонких корней ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в ельниках черничных, расположенных в зоне влияния аэротехногенных выбросов предприятий Сыктывкарского лесопромышленного комплекса. Исследование проведено в старовозрастных ельниках черничных на удалении 3,5; 9,5; 24,0 и 50,0 км от источника эмиссии по направлению преобладающих ветров. Установлены биомасса и строение тонких корней ели сибирской в зоне воздействия лесопромышленных предприятий. Методом световой микроскопии изучено морфо-анатомическое строение тонких микоризных корней ели сибирской. Отмечено увеличение биомассы корней ели сибирской из лесной подстилки хвойного фитоценоза, находящегося в импактной зоне предприятия. Полученные результаты по биомассе корней ели на всех 4 площадях соответствуют показателям массы корней в хвойных фитоценозах средней тайги Республики Коми. В ельнике импактной зоны предприятия отмечено увеличение плотности микориз, интенсивности микоризации, диаметра и толщины эктомикориз, объемной доли грибного чехла. Данный ельник характеризуется наибольшим по сравнению с другими сообществами разнообразием грибных чехлов с преобладанием более сложных по строению и физиологически более активных чехлов псевдопаренхиматического и двойного сложения. В то же время в ельнике импактной зоны прослеживается тенденция увеличения встречаемости таниновых клеток в коре корня и доли окончаний с утерянным тургором, что предполагает снижение физиологической активности поглощающих корней. Все перечисленные признаки свидетельствуют об адаптивной реакции ели на условия, сложившиеся в данном сообществе. Для всех остальных ельников, кроме ельника импактной зоны, было характерно явное преобладание плектенхиматических чехлов, что является закономерным для естественных насаждений хвойных растений средней тайги Республики Коми.

Ключевые слова: средняя тайга, целлюлозно-промышленный комплекс, *Picea obovata* Ledeb., ель сибирская, биомасса тонких корней, структура микоризы, аэротехногенные выбросы, Республика Коми

© Сизоненко Т.А., Манов А.В., Наймушина С.И., 2026
Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

Финансирование: Работа выполнена в рамках темы НИР «Средообразующая роль и продуктивность лесных и болотных экосистем европейского северо-востока России», номер регистрации 125020501547-8; а также хоздоговорной темы «Оценка долговременного влияния АО “Монди СЛПК” на биологическое разнообразие в районе производства» (договор № 45-2018 от 24 апреля 2018 г.).
Благодарности: Авторы глубоко признательны сотрудникам Отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН Е.А. Робакидзе, Т.А. Пристовой, М.А. Кузнецову за помощь в сборе полевого материала и разборе образцов, а также д-ру биол. наук С.В. Загировой за ценные замечания к рукописи данной статьи.

Для цитирования: Сизоненко Т.А., Манов А.В., Наймушина С.И. Особенности микоризации и биомасса тонких корней ели сибирской в зоне влияния лесопромышленного комплекса // Изв. вузов. Лесн. журн. 2026. № 5. С. 89–106.
https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-5-89-106

Original article

Mycorrhization Characteristics and Fine Roots Biomass of Siberian spruce in Aerotechnogenic Pollution of a Timber Industry Complex

Tatyana A. Sizonenko✉***,*** *Candidate of Biology, Research Scientist;* ResearcherID: Q-1492-2015, ORCID: https://orcid.org/0000-0001-8184-4018
Aleksey V. Manov, *Candidate of Agriculture, Research Scientist;* ResearcherID: P-9089-2015, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-5070-0078
Svetlana I. Naimushina, *First Category Engineer;* ResearcherID: NWH-5552-2025, ORCID: https://orcid.org/0009-0005-5270-942X
Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia; tvorognikova@ib.komisc.ru✉, manov@ib.komisc.ru, naimushina@ib.komisc.ru

Received on May 10, 2025 / Approved after reviewing on June 29, 2025 / Accepted on July 1, 2025

Abstract. The influence of airborne industrial pollutants on the woody plants state in the taiga zone is a poorly studied and urgent issue. The research aimed at analysis of mycorrhization characteristics and fine roots biomass of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in bilberry spruce characteristics located within the zone of airborne industrial emissions impact of the Syktyvkar Timber Industry Complex enterprises. The studies were carried out in old-growth bilberry spruce forests at a distance of 3.5, 9.5, 24 and 50 km from the emission source in the direction of prevailing winds. The biomass and structure of Siberian spruce fine roots were studied in the zone of the Syktyvkar Timber Industry Complex enterprises influence. We have examined the morpho-anatomical structure of Siberian spruce fine mycorrhizal roots by light microscopy. There was an increase in the Siberian spruce roots biomass in the forest litter of coniferous phytocoenosis located in the enterprise’s impact zone. The results obtained for spruce root biomass across all four study plots are consistent with root mass values observed in coniferous phytocoenoses of the middle taiga in the Komi Republic. In the spruce forest within the enterprise’s impact zone, an increase was observed in mycorrhizal density, mycorrhization intensity, ectomycorrhizal diameter and thickness, and the volumetric fraction of the fungal mantle. The spruce forest compared to other communities has the greatest diversity of fungal

This is an open access article distributed under the CC BY 4.0 license

mantles with a predominance of more complex and physiologically more active mantles of pseudoparenchymatic and double folding. At the same time, in the spruce stand within the impact zone, a trend is observed toward an increased occurrence of tannin cells in the root cortex and a higher proportion of root tips that have lost turgor, suggesting a decline in the physiological activity of absorbing roots. All the listed characteristics indicate an adaptive response of the spruce to the conditions prevailing in the community. All other spruce forests (except the impact zone forest) were defined by a clear predominance of plectenchymatous mantles, a pattern typical of natural coniferous stands in the middle taiga of the Komi Republic.

Keywords: middle taiga, pulp and paper enterprise, *Picea obovata* Ledeb., Siberian spruce, fine roots biomass, mycorrhizal structure, airborne industrial emissions, Komi Republic

Funding: The research was carried out within the framework of the research and development topic "The Habitat-Forming Role and Productivity of Forest and Swamp Ecosystems of the European North-East of Russia" (Registration No. 125020501547-8) and the contract-based research topic "Assessment of the Long-Term Impact of JSC Mondi SLPK on Biological Diversity in the Production Area" (Contract No. 45-2018 dated April 24, 2018).

Acknowledgments: The authors are deeply grateful to the staff of the Department of the Forest Biology Problems of the North, Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences E.A. Robakidze, T.A. Pristova, and M.A. Kuznetsov for their assistance in collecting field material and analyzing samples, as well as to the Doctor of Biological Sciences S.V. Zagirova for the valuable comments on the manuscript.

For citation: Sizonenko T.A., Manov A.V., Naimushina S.I. Mycorrhization Characteristics and Fine Roots Biomass of Siberian spruce in Aerotechnogenic Pollution of a Timber Industry Complex. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2026, no. 5, pp. 89–106. (In Russ.). https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-5-89-106

Введение

Сыктывкарский лесопромышленный комплекс (СЛПК) входит в число лидеров по деревопереработке на европейском северо-востоке России, функционирует с 1969 г. В результате деятельности целлюлозно-бумажных предприятий в атмосферу поступают различные поллютанты: диоксид серы, оксид углерода, диоксид азота, неорганическая пыль, сероводород и меркаптаны [6, 39].

Древесные растения играют средообразующую роль в таежной зоне [2]. Газообразные поллютанты, особенно оксиды серы и озон, трансформируя устьичную проводимость, способствуют изменению поглощения газообразных веществ, распределения углерода в листьях, снижению фотосинтеза и сокращению продолжительности жизни листьев растений [47]. Аэротехногенное загрязнение оказывает влияние не только на надземную часть растений, но и на подземную, которая вносит значительный вклад в функционирование лесных экосистем. При этом воздействие промышленных выбросов на подземную часть растительных сообществ может быть как прямым, в результате просачивания выбросов по почвенному профилю, так и опосредованным – в результате поглощения поллютантов листьями растений с последующим переносом в ризосферу. Наиболее чувствительными к почвенным загрязнителям являются физиологически активные поглощающие корни растений, которые могут реагировать даже на слабые загрязнения [36]. В целом активность тонких поглощающих корней зависит от факторов окружающей среды, физиологических про-

цессов надземных органов растения, активности микроорганизмов и наличия симбионтов [38, 44, 45].

Более 20 лет в рамках мониторинговых исследований специалисты Института биологии проводят оценку экологического состояния лесных экосистем, расположенных в зоне влияния СЛПК [25, 33, 34]. На основе мониторинга химического состава снежного покрова территории составлены карты распределения выбросов макро- и микрокомпонентов, рассчитаны суммарные индексы загрязнения, выполнено зонирование подконтрольных площадей по уровню аэротехногенного воздействия на них [6], результаты подтверждены данными о состоянии лесных экосистем и эпифитного лишайникового покрова [22].

В последние годы в результате модернизации производства выбросы предприятиями сократились [6], и улучшилось состояние еловых древостоев – из категории слабоповрежденных они перешли в категорию здоровых [25]. В 2018–2020 гг. на территории воздействия выбросов СЛПК был проведен мониторинг состояния почвенного покрова и почв, с которыми тесно связано функционирование растительных сообществ. В результате показано, что в импактной зоне предприятия изменяется кислотно-основное состояние почв в сторону подщелачивания, повышаются концентрации железа и углеводородов, количество марганца и мышьяка приближается к предельно допустимым значениям [20]. Также отмечены увеличение численности бактерий в почвах, снижение длины мицелия грибов и микробной биомассы, возрастание в ней доли прокариот и спор грибов, снижение численности и видового разнообразия культивируемых микромицетов [12]. Все эти факторы могут влиять на состояние лесных экосистем на изучаемой территории, в т. ч. корневых систем древесных растений.

Данные о вероятных зависимостях особенностей развития и строения корневых систем древесных растений от интенсивности техногенной нагрузки могут быть использованы для разработки природоохранных мероприятий, проведения мониторинга экосистем в зоне влияния промышленных объектов.

Цель данной работы заключалась в изучении особенностей микоризации и биомассы тонких корней ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в ельниках черничных, расположенных в зоне влияния аэротехногенных выбросов СЛПК.

Объекты и методы исследования

Объекты исследования – среднетаежные ельники черничные, занимающие плоские пространства в рельефе местности Мезенско-Вычегодской равнины, расположенные на разном удалении от дымовых труб предприятия по направлению преобладающих ветров (рис. 1).

Исследуемые ельники развиваются на типичных подзолистых почвах, формируют смешанные по составу и сложные по строению разновозрастные древостои. В 2020–2021 гг. проведена перечислительная таксация на 4 постоянных пробных площадях (ППП) в ельниках черничных, заложенных с учетом ОСТ 59-69–83. Краткая таксационная характеристика данных объектов приведена в табл. 1.

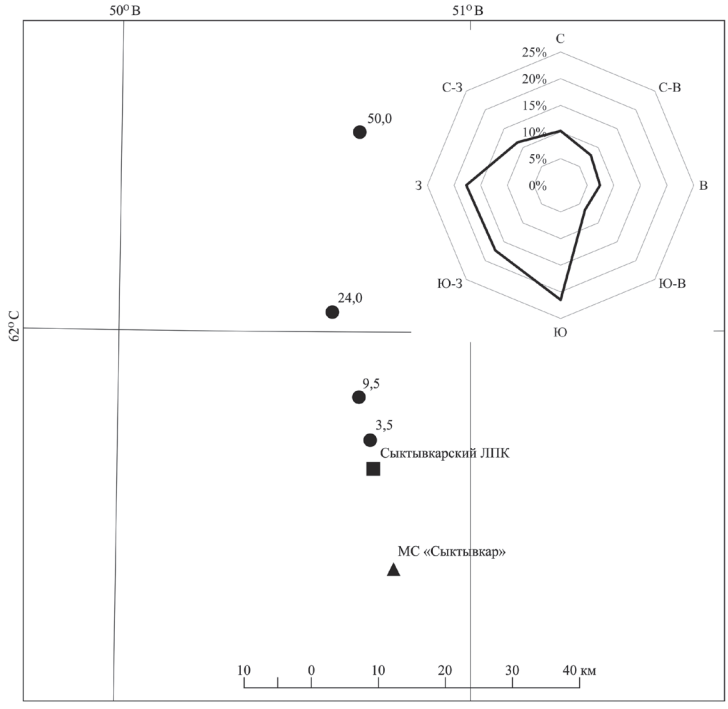


Рис. 1. Расположение объектов исследования. Кружками обозначены пробные площадки с указанием расстояния до дымовых труб, км; треугольником – метеостанция «Сыктывкар»; квадратом – дымовые трубы предприятий СЛПК. График (роза ветров) характеризует режим ветра по многолетним наблюдениям на метеостанции «Сыктывкар»

Fig. 1. Location of the study plots. Symbols: ● – sample plots, numbers above are the distances to the chimneys; ▲ – Syktyvkar meteorological station; ■ – chimneys of the Syktyvkar Timber Industry Complex enterprises. The diagram (wind rose) shows the wind regime based on the long-term observations at the Syktyvkar meteorological station

Таблица 1

Краткая таксационная характеристика древостоев ельников черничных с распределением ППП по зонам с разным уровнем воздействия выбросов [22]
Brief Inventory Description of Blueberry Spruce Stands with the Distribution of Permanent Sample Plots by Zones with Varying Emission Levels [22]

Зона	Характеристика воздействия	Состав древостоя	Амплитуда возраста (средний возраст), лет	Густота, шт./га	Запас стволовой древесины, м³/га	Среднее для преобладающей породы	
						высота, м	диаметр на высоте 1,3 м, см
I	Очень высокое	5Е3Б2С	46–317 (151)	1551	465	18	20
II	Высокое	6Е2Б1С1Ос	61–228 (138)	1434	344	16	17
III	Слабое	9Е1Б	88–262 (175)	700	282	18	20
IV	Фон	7Е2Б+С,Ос, ед. Пх	56–210 (136)	989	279	17	20

Ельник, расположенный на расстоянии 3,5 км от дымовых труб предприятий СЛПК, относится к зоне очень высокого воздействия (зона I) выбросов, где уровни техногенной нагрузки превышают фоновые в 100–150 раз. Ельник, расположенный в 9,5 км, находится в зоне высокого воздействия (зона II) и имеет уровень загрязнения, превышающий фоновый в 4–20 раз. Ельник на отдалении 24,0 км относится к зоне слабого воздействия (зона III). Ельник в 50 км севернее источника эмиссии принадлежит к фоновой территории (зона IV) [20, 22, 25, 42].

Возраст деревьев определяли по образцам древесины (кернам), отобранным возрастным буравом с 30–40 деревьев на ППП. К деревьям относили древесные растения с диаметром на высоте 1,3 м 6 см и более. Для характеристики возрастной структуры древостоев ельников использовали данные о количестве деревьев по 20-летним интервалам возраста. Эти данные визуализировали с помощью столбчатых диаграмм для каждой ППП. Тип возрастной структуры определяли по классификациям Г.Е. Комина, И.В. Семечкина [17] и С.А. Дыренкова [14].

Образцы корней для изучения анатомического строения и биомассы были отобраны с 13 по 16 июня 2023 г. Все изучаемые ельники в зоне влияния выбросов предприятий СЛПК сходны по строению профиля почв, которые относятся к подзолистым поверхностно-глееватым, развитым на двучленных отложениях [20].

Толщина лесной подстилки в исследуемых ельниках варьировала от 7 до 16 см, максимальные значения наблюдали в ельнике импактной зоны (табл. 2) Влажность подстилки в дни отбора образцов была наиболее высокой в ельнике фоновой территории.

Таблица 2

Характеристики лесной подстилки исследуемых ельников в дни отбора образцов
Forest Litter Description of the Studied Spruce Forests on Sampling Days

Зона	Толщина, см	Влажность, %
I	16,0	294
II	7,3	226
III	5,8	228
IV	10,4	507

Для определения биомассы тонких корней ели использовали монолиты размером 20×20 см, которые вырезали ножом [21, 26]. На каждой пробной площади отбирали по 9 монолитов, стараясь захватывать подкроновые и межкроновые пространства. Выборку корней проводили по фракциям и видам с последующей отмывкой корней на ситах с диаметром ячеек 0,25 см. Использовали дробность фракций, предложенную И.Н. Рахтеенко [24] для лесных культур: до 1 мм, 1–3 мм, более 3 мм. Корни до 1 мм относили к поглощающим, 1–3 мм – к проводящим, более 3 мм – к скелетным (проводящим). Вес корней определяли в абсолютно сухом состоянии на электронных лабораторных весах с точностью 0,001 г. Корненасыщенность почвы устанавливали на единицу площади горизонтальной поверхности (г/м^2).

Для анатомического исследования образцы корней ели сибирской отбирали с глубины 5–15 см из 10 разных мест на каждой ППП и фиксировали в 70%-м этаноле. Определяли интенсивность микоризации, плотность и длину

эктомикориз согласно методике И.А. Селиванова [28]. Микроморфологическое строение эктомикориз изучали на поперечных срезах толщиной 8–10 мкм, которые готовили на вибрационном микротоме для мягких тканей [32]. Из 1 случайно отобранного в пробе эктомикоризного окончания получали 1 поперечный срез. Всего было просмотрено 399 анатомических срезов эктомикориз. Анатомические срезы, помещенные в глицерин, просматривали при помощи микроскопа Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия). Для качественного и количественного анализа морфо-анатомического строения эктомикориз использовали методику Д.В. Веселкина [8], согласно которой у каждого окончания фиксировали толщину грибного чехла, количество таниновых клеток в коре корня, радиус эктомикоризы. Долю грибного чехла в эктомикоризе рассчитывали по формуле

$$d = (r_1^2 - r_2^2)/r_1^2 \cdot 100\ \%,$$

где d – доля грибного чехла на площади поперечного среза корня; r_1 – общий радиус корневого окончания с грибным чехлом; r_2 – радиус собственно корня.

Подтип грибного чехла определяли по классификации Т. Доминика [13], используя определительную таблицу И.А. Селиванова [28]. Выделяли 2 основных типа грибных чехлов: плектенхиматические, на которых возможно визуально увидеть отдельные гифы; и псевдопаренхиматические, напоминающие растительную паренхиму, гифы которых выглядят округлыми, укороченными и компактными [37]. В случае одновременного наличия плектенхиматических и псевдопаренхиматических участков чехлы классифицировались как двойные. К бесструктурным относили чехлы, в которых отсутствовала четкая структура мицелиальной ткани [28].

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Microsoft Excel, Statistica 10. В таблицах указаны средние арифметические значения и их стандартные отклонения. Для оценки различий между сообществами применяли однофакторный ANOVA (F-критерий), критерий Манна–Уитни (U) и критерий Краскелла–Уоллиса (H), p – уровень значимости отличий.

Результаты исследования и их обсуждение

Исследуемые ельники черничные развиваются в схожих природно-климатических и лесорастительных условиях на разном удалении от источников аэровыбросов. Ближайшие к объектам загрязнения ельники в зонах I и II имеют густоту деревьев в 1,5–2,0 раза больше, чем в фоновом районе. Запасы стволовой древесины также выше в импактной зоне. Однако они относятся к одному типу возрастной структуры. Деревья, составляющие древесный ярус, представлены широким возрастным рядом. Распределение числа стволов по возрасту деревьев имеет непрерывный циклический характер с разной амплитудой колебаний (рис. 2). Древостой с подобным типом возрастной структуры описывается Г.Е. Коминым, И.В. Семечкиным [17] как циклично разновозрастный. По С.А. Дыренкову [14] такие древостои классифицируются как абсолютно разновозрастные. Здесь древостои образованы несколькими поколениями леса без возрастных разрывов, когда появление смежных поколений частично совпадает во времени. Могут встречаться единичные остатки 1-го старовозрастного поколения, имеющего длительный разрыв по возрасту с основным поколением (рис. 2, *а*).

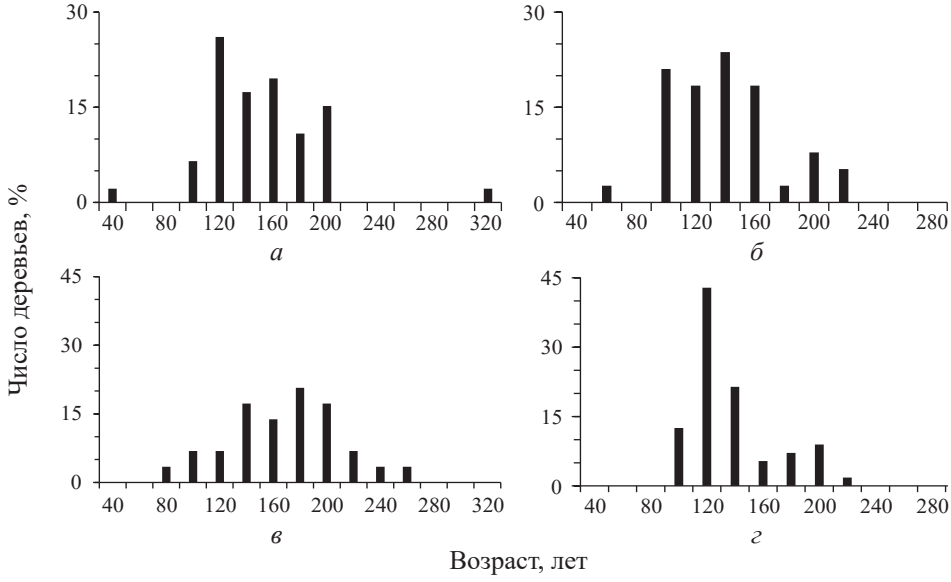


Рис. 2. Распределение числа стволов по 20-летним градациям возраста в ельниках черничных, расположенных в зонах с разным уровнем воздействия выбросов: *а* – I; *б* – II; *в* – III; *г* – IV

Fig. 2. Trunk number distribution by 20-year age gradations in blueberry spruce forests located in zones with varying emission levels: *а* – I; *б* – II; *в* – III; *г* – IV

При загрязнениях окружающей среды могут наблюдаться различные, часто противоположные, реакции корневых систем растений. Так, например, в условиях нефтехимического загрязнения увеличивается корненасыщенность почвы у лиственницы Сукачева, при этом доля поглощающих физиологически активных корней к общей массе корней возрастает на 5 % [18]. Те же авторы показали, что при полиметаллическом загрязнении снижается количество поглощающих корней в 2,5 раза по сравнению с контролем при формировании более «скелетной» корневой системы лиственницы [18].

Согласно полученным нами данным, всего в лесной подстилке исследуемых ельников от 5,4 до 15,5 т/га корней (табл. 3), при этом из них на корни ели приходилось от 2,2 до 11,1 т/га. Ельник импактной зоны достоверно ($p < 0,001$; $H(3,N = 37) = 16,81$; $p = 0,0008$) отличался от других ППП по биомассе всех корней ели, их количество было выше в 3,8 раза по сравнению с фоновым участком.

Таблица 3

Фитомасса корней в лесной подстилке исследуемых фитоценозов
Root Phytomass in the Forest Litter of the Studied Phytocenoses

Зона	Корни ели толщиной			Все корни ели	Все корни других растений	Все корни
	до 1 мм	1–3 мм	более 3 мм			
I	1,7±0,2* 11	1,2±0,3 8	8,1±1,9 52	11,1±2,1 71	4,4±0,7 29	15,5±2,3
II	1,7±0,6 21	0,6±0,2 7	1,4±0,6 17	3,7±1,0 45	4,6±0,6 55	8,3±1,1
III	0,6±0,2 12	0,4±0,1 7	1,2±0,3 23	2,2±0,5 42	3,1±0,5 58	5,4±0,9
IV	1,4±0,3 23	0,4±0,1 7	1,1±0,4 17	2,9±0,4 47	3,3±0,5 53	6,2±0,8

*Значения над чертами указаны в тоннах на гектар, под чертами – в процентах.

Соотношение разных фракций корней ели было также сопоставимо между всеми сообществами, кроме импактной зоны, в которой наблюдали снижение доли сосущих корней и увеличение доли корней диаметром выше 3 мм. Биомасса корней ели диаметром выше 3 мм достоверно различалась между сообществами ($H = 18,49$; $p = 0,0003$) и была выше в импактной зоне. Биомасса корней ели фракции от 1 до 3 мм также выше в импактной зоне, различия оказались достоверны для фоновой территории и в зоне слабого загрязнения ($U = 2,04$; $p = 0,04$ и $U = 2,49$; $p = 0,01$ соответственно). Схожая картина, но в условиях нефтехимического загрязнения, ранее была отмечена для насаждений клена остролистного [7], сосны обыкновенной [15] и лиственницы Сукачева [18]. Данная закономерность объясняется авторами как адаптивный механизм древесных растений к загрязнению и изменениям в химическом и микробиологическом составах почв. Биомасса тонких сосущих корней в исследуемых ельниках составляла от 0,6 до 1,7 т/га. Различия между сообществами по биомассе корней ели диаметром до 1 мм были недостоверны, за исключением зоны слабого загрязнения, где наблюдали достоверное ($H(3, N = 37) = 11,80$; $p = 0,008$) снижение биомассы сосущих корней по сравнению с другими сообществами примерно в 2–3 раза. В ненарушенных сообществах в условиях средней тайги масса физиологически активных корней у ели составляет примерно 3,8–4,5 % от общей массы корней и сосредоточена в основном в подстилке [3]. В почве ельника чернично-сфагнового сухая масса тонких корней ели равняется около 1,5 т/га [2, 4, 29, 43].

Надо отметить, что биомасса всех корней различных растений, помимо ели, в лесной подстилке исследуемых сообществ достоверно не различалась ($H = 5,57$; $p = 0,13$), варьируя от 3,1 до 4,6 т/га. В данной работе наблюдали тенденцию к снижению этого показателя от импактной к фоновой зоне. Из литературы известно, что в ельнике разнотравно-черничном средней тайги корни всех остальных древесных растений, кроме ели, накапливают 9,52 т/га биомассы [5], в ельнике черничном спелом – 7 т/га, при этом общие запасы подземной биомассы составляют 38,38 т/га [2]. Корни травяно-кустарничкового яруса среднетаежного пихто-ельника высокотравного Печоро-Илычского заповедника (Республика Коми) накапливают 2,4 т/га органического вещества [16]. Для естественных фитоценозов Республики Коми, по данным К.С. Бобковой с соавторами [4, 5], масса корней ели с пнями в ельнике разнотравно-черничном средней тайги составляет 31,38 т/га, в ельнике черничном влажном – 28,5 т/га, долгомошно-сфагновом – 24,8 т/га [3].

По нашему мнению, разница с литературными данными по биомассе корней связана прежде всего с тем, что мы не учитывали крупные скелетные корни ели (включая пни), доля которых, по данным К.С. Бобковой [3], достигает более 60 %, а брали лишь небольшую часть корней менее 10 мм, расположенную в лесной подстилке.

Полученные в настоящей работе оценки подземной биомассы соответствуют результатам ряда других исследований [1, 3–5, 40, 41, 46]. Таким образом, ельник импактной территории характеризуется достоверно большей фитомассой корней ели всех фракций в лесной подстилке, которые по массе соответствуют показателям корней в хвойных фитоценозах средней тайги Республики Коми. Для таежных почв еловых фитоценозов свойственна очень высокая кислотность. Поэтому причиной увеличения биомассы корней ели

в импактной зоне предприятий может быть выявленное небольшое подщелачивание почвы [20], которое, вероятно, благоприятно влияет на рост и развитие растений. Помимо этого, из таксационных характеристик древостоев видно, что число деревьев ели в импактной зоне на участках I и II выше по сравнению с фоновым, что, скорее всего, также вносит вклад в высокую биомассу корней в ельнике импактной зоны. Подобная закономерность была ранее описана в литературе при изучении фитомассы корней у лиственницы Гмелина [19]. Согласно данным этих авторов, в лиственничнике бруснично-багульниковом зеленомошном, характеризующемся высокой густотой древостоя, отмечено большое количество мелких корней, тогда как в других насаждениях такого не наблюдали [19]. В целом для других пород древесных растений ранее было зафиксировано увеличение биомассы корней древесных растений при различных техногенных загрязнениях, что авторы объясняют адаптивными механизмами растений к данным условиям [7, 15, 18].

Исследование реакции микориз на техногенные воздействия представляет значительный теоретический и практический интерес, т. к. микоризы являются активной поглощающей частью корневой системы деревьев, и их повреждение рассматривается иногда в качестве одной из ведущих причин техногенно обусловленной деградации лесов [36]. 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 [11].

Тонкие всасывающие корни ели образуют эктомикоризы, которые на всех рассматриваемых площадях имели типичную для рода *Picea* морфологию (папоротниковидные, булавовидные, веретеновидные микоризы). Интенсивность микоризации тонких корней ели в ненарушенных условиях составляла 96–98 %, в буферной зоне – 96 %, в импактной – 100 % (табл. 4). Длина микоризных окончаний незначительно снижалась в импактной зоне ($F(3, 399) = 3{,}17$; $p = 0{,}02$), плотность микориз на данной территории, напротив, была выше по сравнению с другими сообществами на 13–24 %, однако различия недостоверны ($F(3, 93) = 1{,}01$; $p = 0{,}39$). Внутреннее строение эктомикориз ели оставалось типичным на всех рассматриваемых ППП. Наибольшие толщина и объемная доля грибного чехла отмечены в буферной зоне. В импактной зоне воздействия предприятий СЛПК общий диаметр эктомикориз возрастал на 25 % от фонового показателя, различия между сообществами были достоверны. Это оказалось обусловлено увеличением размеров корней, входящих в состав эктомикориз. Средняя толщина всей совокупности грибных чехлов возрастает на 35 % по сравнению с контролем и составляет 26,8 мкм ($F (3, 405) = 12{,}58$; $p = 0{,}0000$). Характеристикой, которая позволяет сравнить степень техногенной трансформации размеров собственно корня и грибного чехла, является доля чехла в общем объеме корня. Средние значения этого показателя в условиях фитоценоза импактной зоны составляют 18,3 %, тогда как на фоновом участке – 15,7 % ($F (3, 405) = 8{,}4$; $p = 0{,}000$). Ранее в работах Д.В. Веселкина [9, 10], посвященных изучению микоризных корней древесных растений на территориях, загрязненных металлоперерабатывающими предприятиями, также было отмечено утолщение грибных чехлов. Авторы объясняют это защитной ролью грибного компонента микориз при воздействиии токсического эффекта загрязнений, что соответствует представлению об эктомикоризах как об одном из компонентов корневого барьера

Таблица 4

Количественные показатели строения эктомикориз *Picea obovata* в исследуемых сообществах
Quantitative Indicators of the *Picea obovata* Ectomycorrhizae Structure in the Studied Communities

Зона	Плотность эктомикориз, шт./10 см	Доля немикоризных корней, %	Длина эктомикориз, мм	Диаметр эктомикориз, мкм	Диаметр корня, мкм	Встречаемость таниновых клеток в коре, %	Доля окончаний с утерянным тургором, %	Толщина грибного чехла, мкм	Доля объема грибного чехла, %
I	103,1±10,3	0	2,5±0,1	553,0±14,6	499,5±10,1	39,7±2,4	13,0	26,8±1,2	18,3±0,7
II	91,4±5,8	3,9	2,9±0,2	479,1±8,4	423,5±7,4	31,1±1,7	5,8	27,8±1,5	21,1±1,0
III	87,4±9,4	2,0	3,2±0,2	522,9±10,1	470,8±9,1	29,2±1,0	2,9	26,1±1,2	18,7±0,6
IV	82,9±6,8	3,9	2,9±0,2	443,0±8,6	406,2±8,2	39,3±2,4	9,6	18,4±1,0	15,7±0,7
Критерий Фишера и его уровень значимости	$F(3, 93) = 1,01$; $p = 0,39$		$F(3, 399) = 3,17$; $p = 0,02$	$F(3, 405) = 20,71$; $p = 0,0000$	$F(3, 405) = 19,28$; $p = 0,0000$	$F(3, 405) = 7,79$; $p = 0,0000$		$F(3, 405) = 12,58$; $p = 0,0000$	$F(3, 405) = 8,4$; $p = 0,0000$

на пути поступления токсических веществ из почвы в надземные части растений [10]. Опосредованно на утолщение грибного чехла могут влиять фотоассимиляты из надземной части растения. Однако в нашей работе мы не можем проследить данную связь, т. к. в зоне воздействия выбросов СЛПК при усилении процессов образования фотосинтетических мембран и пигментов в пластидах скорость фотосинтеза хвои ели имела тенденцию к снижению [34].

Наряду с признаками лучшего развития растительного и грибного компонентов эктомикориз в условиях загрязнения проявляются и признаки их повреждения и снижения физиологической активности. У большинства микориз ели в условиях аэротехногенного загрязнения в наружных слоях коры корня встречаются таниновые клетки, примерно у 40 % микориз клетки коры потеряли тургор, а около 13 % имеют на срезе форму многолучевой звезды, т. е. характеризуются глубокой потерей тургора клетками. Доля окончаний с утерянным тургором была достоверно выше на импактной территории в 1,4–4,5 раза. Перечисленные структурные признаки указывают на старение микориз, их повреждение и отмирание, что предполагает также снижение физиологической активности поглощающих корней [9, 45]. Надо отметить, что схожие с ельником импактной зоны цифры, были получены нами для фонового ельника, где встречаемость таниновых клеток составляет 39 %, а доля микориз с утерянным тургором – около 10 %. Данный факт можно объяснить высокой влажностью подстилки в данном ельнике в это время года и, как следствие, неблагоприятными условиями для функционирования поглощающих корней.

Разнообразие грибных чехлов в рассматриваемом ряду условий изменяется (табл. 5). В импактной зоне, судя по индексу Маргалефа, увеличивается богатство наборов грибных подтипов и их разнообразие (в 1,9–2,6 раза). Суммарная доля чехлов со сложной структурой – псевдопаренхиматических и двойных – увеличи-

вается в зоне загрязнения в 2 раза по сравнению с фоновой территорией, а обилие бесструктурных чехлов, недифференцированных на различные клеточные элементы, возрастает в 1,7 раза. Доля плектенхиматических чехлов в импактной зоне в 1,5–1,9 раза меньше, чем на других участках. Максимальное относительное обилие было обнаружено среди наиболее «молодых» чехлов подтипа A (24 %), хорошо развитых типичных для хвойных растений чехлов подтипа F (26 %) и бесструктурных чехлов (12 %). Обилие плектенхиматических чехлов подтипа B было значительно ниже (13 %), чем в других сообществах. Можно отметить, что в импактной зоне наблюдается наиболее высокое видовое разнообразие функционально активных чехлов псевдопаренхиматического и двойного сложения [10, 37], что в целом может свидетельствовать об адаптивных изменениях корневой системы ели сибирской в условиях импактной зоны. Схожий эффект был ранее описан в литературе. По данным Л.А. Савельева и А.В. Кикеевой [27], увеличение концентрации свинца в почве способствовало снижению количества чехлов подтипа B плектенхиматического типа в микоризах сосны обыкновенной и росту доли псевдопаренхиматических чехлов. В литературе описаны признаки улучшения микоризации древесных растений на техногенно нарушенных территориях [23, 35].

Таблица 5

Относительное обилие (%) подтипов грибных чехлов эктомикоризных корней *Picea obovata* в разных сообществах
Relative Abundance (%) of Fungal Mantle Subtypes of *Picea obovata* Ectomycorrhizal Roots in Different Communities

Зона	Группы подтипов и подтипы грибных чехлов																Общее число окончаний	Индекс Маргалефа
	плектенхиматические						псевдопаренхиматические					двойные				бесструктурные		
	A	B	Bч	C	D	BF	F	Fч	G	H	I	L	M	O	Q	RS		
I	24	6	7	–	2	1	8	18	4	2	9	–	2	3	2	12	100	2,82
II	27	65	1	–	–	–	–	1	3	–	–	–	–	–	–	2	99	1,09
III	30	27	–	2	–	–	28	–	–	8	1	3	–	–	–	1	100	1,52
IV	9	61	2	–	–	–	16	–	3	1	–	1	–	–	–	7	100	1,52

Примечание: «–» – чехлов данного типа не обнаружено.

Во всех других еловых фитоценозах отмечено меньшее разнообразие грибных чехлов. В ельнике, относящемся к зоне высокого загрязнения (II), зафиксировано 6 подтипов грибных чехлов, максимально обильными были плектенхиматические чехлы подтипов A (37 %) и B (65 %). На участке слабого воздействия (III) выявлено 8 подтипов, из них обильны плектенхиматические чехлы A (30 %) и B (27 %), а также псевдопарехиматические подтипа F (28 %). На фоновом участке отмечено 8 подтипов грибных чехлов с максимальным обилием чехлов B-подтипа (61 %). Чехлов подтипов A и F было 9 и 16 % соответственно. Присутствие бесструктурных грибных чехлов невелико во всех сообществах с максимальным обилием в ельнике импактной зоны. Для рассматриваемой территории данные показатели являются закономерными, поскольку для насаждений хвойных растений средней тайги Республики Коми (*Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Abies sibirica* Ledeb.) характерно явное преобладание плектенхиматических чехлов, доля которых в общей совокупности чехлов составляла 70–86 %, а доля бесструктурных чехлов не превышала 20 % [29–31].

Учитывая, что многие признаки строения эктомикоризных окончаний зависят от типа его анатомического сложения [10], мы проанализировали динамику

некоторых признаков отдельно для групп микориз с чехлами плектенхиматического, псевдопаренхиматического и двойного сложения (табл. 6). Диаметр эктомикоризных окончаний возрастал от фоновой к импактной территории в обоих случаях. Толщина плектенхиматических чехлов достоверно увеличивалась от фоновой к импактной территории в 0,6–0,7 раза. Толщина псевдопаренхиматических и двойных чехлов, напротив, снижалась от фоновой к импактной территории в 1,1–1,2 раза. В итоге средняя толщина всей совокупности чехлов оставалась стабильной. Подобный эффект для грибных чехлов эктомикориз хвойных был ранее описан Д.В. Веселкиным [10] для окрестностей металлургических предприятий. Толщина и объемная доля бесструктурных чехлов также увеличивались по сравнению с фоновыми значениями. Однако различия были незначимыми, вероятно, из-за низкого обилия и соответствующей низкой надежности средних оценок, что также справедливо для псевдопаренхиматических и двойных чехлов.

Таблица 6

Количественные показатели строения эктомикориз *Picea obovata*, разделенные по типам чехлов
Quantitative Indicators of the *Picea obovata* Ectomycorrhizae Structure Divided by Fungal Mantle Types

Показатель	Зона				Критерий Фишера и его уровень значимости	
	I	II	III	IV	F	p
Плектенхиматические						
Толщина	26,8±1,9	29,6±1,2	25,6±1,4	16,9±1,4	16,76	<0,0001
Диаметр	588,8±17,7	481,9±11,4	514,3±13,8	435,7±13,0	17,05	<0,0001
Объемная доля	17,4±1,2	22,5±0,7	18,7±0,9	14,9±0,8	14,85	<0,0001
Псевдопаренхиматические и двойные						
Толщина	28,9±1,6	24,6±5,5	27,8±1,8	30,2±2,4	0,39	0,75
Диаметр	554,5±13,5	489,0±46,9	525,8±14,8	488,0±20,5	2,78	0,04
Объемная доля	19,6±0,9	18,7±3,0	19,6±0,9	23,7±1,3	2,67	0,05
Бесструктурные						
Толщина	17,2±1,8	7,2±4,5	24,0±6,4	8,6±2,4	4,26	0,02
Диаметр	437,0±19,2	471,6±46,9	480,0±66,3	365,8±25,1	2,49	0,09
Объемная доля	15,2±1,7	6,2±4,1	19,0±5,8	9,1±2,2	2,90	0,06

Таким образом, в ельнике импактной зоны предприятий увеличиваются плотность эктомикориз, интенсивность микоризации, диаметр эктомикориз, толщина и объем грибного чехла. Прослеживается тенденция повышения встречаемости таниновых клеток в коре корня и доли окончаний с утерянным тургором. В то же время данный ельник характеризуется наибольшим разнообразием грибных чехлов по сравнению с другими сообществами. Все перечисленные признаки свидетельствуют об адаптивной реакции ели на условия, сложившиеся в данном сообществе.

Заключение

Ельник импактной территории предприятий Сыктывкарского лесопромышленного комплекса характеризуется достоверно большей фитомассой корней ели в лесной подстилке по сравнению с ельниками буферной и фоновой

зон. Полученные нами данные соответствуют данным для хвойных фитоценозов средней тайги Республики Коми. В ельнике импактной зоны предприятия достоверно увеличиваются плотность эктомикориз, интенсивность микоризации, диаметр эктомикориз, толщина и объем грибного чехла, прослеживается тенденция увеличения встречаемости таниновых клеток в коре корня и доли окончаний с утерянным тургором, числа эктомикориз с бесструктурными грибными чехлами. В то же время сообщество импактной зоны характеризуется наибольшим разнообразием грибных чехлов по сравнению с другими сообществами. Все выявленные особенности свидетельствуют об адаптивной реакции ели на условия, сложившиеся в данном сообществе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. *Абражко М.А.* Реакция тонких корней ели на исключение корневой конкуренции соседних деревьев // Лесоведение. 1982. № 6. С. 41–45.

Abrazhko M.A. Reaction of Spruce Fine Roots to the Exclusion of Root Competition of Neighboring Trees. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1982, no. 6, pp. 41–45. (In Russ.).

2. Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. 278 с.

Bioproduction in Forest Ecosystems of the North. Ed. by K.S. Bobkova, E.P. Galenko. Saint Petersburg, Nauka Publ., 2001. 278 p. (In Russ.).

3. *Бобкова К.С.* Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.

Bobkova K.S. *Biological Productivity of Coniferous Forests of the European North-East*. Leningrad, Nauka Publ., 1987. 156 p. (In Russ.).

4. *Бобкова К.С., Машика А.В., Смагин А.В.* Динамика содержания углерода органического вещества в среднетаежных ельниках на автоморфных почвах. СПб.: Наука, 2014. 270 с.

Bobkova K.S., Mashika A.V., Smagin A.V. *Dynamics of Organic Matter Carbon Content in the Middle Taiga Spruce Forests on Automorphic Soils*. Saint Petersburg, Nauka Publ., 2014. 270 p. (In Russ.).

5. *Бобкова К.С., Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В.* Круговорот элементов минерального питания в экосистеме коренного разнотравно-черничного ельника средней тайги (Республика Коми) // Сиб. лесн. журн. 2020. № 2. С. 40–54.

Bobkova K.S., Robakidze E.A., Torlopova N.V. Turnover of Mineral Elements in the Ecosystem of Native Herbaceous-Bilberry Spruce Forest in the Middle Taiga Subzone (Komi Republic). *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* = Siberian Journal of Forest Science, 2020, no. 2, pp. 40–54. (In Russ.). https://doi.org/10.15372/SJFS20200205

6. *Василевич М.И., Кондратенок Б.М., Очеретенко Д.П., Василевич Р.С., Габов Д.Н., Лодыгин Е.Д.* Мониторинг аэротехногенного воздействия Сыктывкарского лесопромышленного комплекса // Изв. Томск. политехн. ун-та. Инжиниринг георесурсов. 2021. Т. 332, № 10. С. 33–44.

Vasilevich M.I., Kondratenok B.M., Ocheretenko D.P., Vasilevich R.S., Gabov D.N., Lodygin E.D. Monitoring of Aerotechnogenic Impact of Syktyvkar Timber Industry Complex. *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University. Geo Assets Engineering*, 2021, vol. 332, no. 10, pp. 33–44. (In Russ.). https://doi.org/10.18799/24131830/2021/10/3395

7. *Васильева К.А., Зайцев Г.А., Кулагин А.Ю.* Особенности строения корневых систем клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в условиях нефтехимического загрязнения // Вестн. Удмуртск. ун-та. Сер.: Биология. Науки о земле. 2011. Вып. 2. С. 55–60.

Vasileva K.A., Zaitsev G.A., Kulagin A.Yu. Structure Peculiarities of Norway Maple Root Systems (*Acer platanoides* L.) under Conditions of Petrochemical Contamination. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*, 2011, iss. 2, pp. 55–60. (In Russ.).

8. *Веселкин Д.В.* Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 1. С. 22–29.

Veselkin D.V. Variability of Anatomical Parameters of Ectomycorrhizal Tips of Different Structure. *Mycology and Phytopathology*, 2003, vol. 37, iss. 1, pp. 22–29. (In Russ.).

9. *Веселкин Д.В.* Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината // Экология. 2004. № 2. С. 90–98.

Veselkin D.V. Anatomical Structure of Ectomycorrhiza in *Abies sibirica* Ledeb. and *Picea obovata* Ledeb. under Conditions of Forest Ecosystems Polluted with Emissions from Copper-Smelting Works. *Ekologiya* = Russian Journal of Ecology, 2004, vol. 35, no. 2, pp. 71–78. https://doi.org/10.1023/B:RUSE.0000018930.17569.09

10. *Веселкин Д.В.* Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12, № 4. С. 753–761.

Veselkin D.V. Reaction of Ectomycorrhizae of *Pinus sylvestris* L. to technogenic pollution of various types. *Sibirskij ekologicheskij zhurnal* = Contemporary Problems of Ecology, 2005, vol. 12, no. 4, pp. 753–761. (In Russ.).

11. *Веселкин Д.В.* Влияние загрязнения различных типов на разнообразие эктомикориз *Pinus sylvestris* // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40, вып. 2. С. 122–132.

Veselkin D.V. Influence of Different Types of Industrial Pollution on Diversity of *Pinus sylvestris* Ectomycorrhizac. *Mycology and Phytopathology*, 2006, vol. 40, iss. 2, pp. 122–132. (In Russ.).

12. *Дегтева С.В., Кондратенок Б.М., Лаптева Е.М., Робакидзе Е.А., Василевич М.И., Колесникова А.А., Пыстина Т.Н., Патова Е.Н., Батурина М.А., Рафиков Р.Р.* Комплексный мониторинг наземных и водных экосистем в зоне аэротехногенного влияния АО «Монди СЛПК»: итоги, проблемы, перспективы // Технологии переработки отходов с получением новой продукции: материалы III Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Киров, 2021. С. 192–195.

Degteva S.V., Kondratenok B.M., Lapteva E.M., Robakidze E.A., Vasilevich M.I., Kolesnikova A.A., Pystina T.N., Patova E.N., Baturina M.A., Rafikov R.R. Integrated Monitoring of Terrestrial and Aquatic Ecosystems in the Airborne Industrial Emission Zone of JSC Mondi SLPK: Results, Challenges, Prospects. *Waste Recycling Technologies to Produce New Products: Proceedings of the 3rd All-Russian Scientific and Practical Conference with International Participation*. Kirov, 2021, pp. 192–195. (In Russ.).

13. *Доминик Т.* Классификация микориз // Микориза растений: сб. переводов из иностр. литературы. М.: Сельхозиздат, 1963. С. 245–258.

Dominik T. Classification of Mycorrhizae. *Mycorrhiza of Plants: Collection of Foreign References Translations*. Moscow, Sel'khozizdat Publ., 1963, pp. 245–258. (In Russ.).

14. *Дыренков С.А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.

Dyrenkov S.A. *Structure and Dynamics of Taiga Spruce Forests*. Leningrad, Nauka Publ., 1984. 176 p. (In Russ.).

15. *Зайцев Г.А., Кулагин А.Ю.* Корненасыщенность почвы в сосняках при нефтехимическом загрязнении // Лесоведение. 2002. № 4. С. 74–77.

Zaitsev G.A., Kulagin A.Yu. Soil Root Saturation in Pine Forests under Petrochemical Pollution. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2002, no. 4, pp. 74–77. (In Russ.).

16. *Запрудина М.В.* Фитомасса травяно-кустарничкового и мохового ярусов темнохвойных высокотравных лесов Печоро-Илычского заповедника // Изв. Самарск. науч. центра РАН. 2010. Т. 12, № 1-3. С. 876–879.

Zaprudina M.V. Biomass of Herb-Undershrub and Moss Layers in the Tall-Grass Dark Coniferous Forest in Pechora-Ilych Reserve. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2010, vol. 12, no. 1-3, pp. 876–879. (In Russ.).

17. *Комин Г.Е., Семечкин И.В.* Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.

Komin G.E., Semechkin I.V. Age Structure of Tree Stands and Principles of Its Typification. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1970, no. 2, pp. 24–33. (In Russ.).

18. *Кулагин А.А., Зайцев Г.А.* Лиственница Сукачева в экстремальных лесорастительных условиях Южного Урала: моногр. М.: Наука, 2008. 172 с.

Kulagin A.A., Zaitsev G.A. *Sukachev's Larch in Extreme Forest Growth Conditions of the Southern Urals.* Moscow, Nauka Publ., 2008. 172 p. (In Russ.).

19. *Кулагин А.Ю., Зайцев Г.А.* Корневая система *Larix sukaczewii* Dyl. в условиях загрязнения Уфимского промышленного центра // Экология. 2003. № 6. С. 478–480.

Kulagin A.Yu., Zaitsev G.A. Root System of *Larix sukaczewii* Dyl. in the Polluted Environment of the Ufa Industrial Center. *Ekologiya* = Russian Journal of Ecology, 2003, no. 6, pp. 478–480. (In Russ.). https://doi.org/10.1023/A:1027324803817

20. *Лаптева Е.М., Холопов Ю.В., Шахтарова О.В., Бондаренко Н.Н., Кострова С.Н.* Почвы и почвенный покров в зоне влияния аэротехногенных выбросов целлюлозно-бумажного производства // Изв. Коми науч. центра УрО РАН. Сер.: Экспериментальная биология и экология. 2021. № 5(51). С. 46–60.

Lapteva E.M., Kholopov Yu.V., Shakhtarova O.V., Bondarenko N.N., Kostrova S.N. Soils and Soil Cover in the Zone of Influence of Airborne Industrial Emissions from Pulp and Paper Production. *Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*, 2021, no. 5(51), pp. 46–60. (In Russ.).
https://doi.org/10.19110/1994-5655-2021-5-46-60

21. *Орлов А.Я.* Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. 1967. № 1. С. 64–70.

Orlov A.Y. Method for Determining the Mass of Tree Roots in the Forest and the Possibility of Accounting of the Annual Increase in Organic Mass in the Forest Soil. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1967, no. 1, pp. 64–70. (In Russ.).

22. Оценка долговременного влияния АО «Монди СЛПК» на биологическое разнообразие в районе производства. Сыктывкар, 2020. 52 с.

Assessment of the Long-Term Effect of JSC Mondi SLPK on Biological Diversity in the Production Area. Syktyvkar, 2020. 52 p. (In Russ.).

23. *Радостева Э.Р., Фаизова Л.И., Зайцев Г.А., Кулагин А.Ю.* Процесс микоризации *Pinus sylvestris* L. в отвальных почвогрунтах Кумертауского буроугольного разреза (Республика Башкортостан) // Вестн. МГУЛ – Лесн. вестн. 2011. № 3. С. 55–57.

Radosteva E.R., Faizova L.I., Zaitsev G.A., Kulagin A.Yu. The Mycorrhization of *Pinus sylvestris* L. in Waste Soils of the Kumertau Brown Coal Mine (Republic of Bashkortostan). *Lesnoy vestnik* = Forestry Bulletin, 2011, no. 3, pp. 55–57. (In Russ.).

24. *Рахтеенко И.Н.* Корневые системы древесных и кустарниковых пород. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 108 с.

Rakhteenko I.N. *Root Systems of Trees and Shrubs.* Moscow, Goslesbumizdat Publ., 1952. 108 p. (In Russ.).

25. *Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В.* Мониторинг состояния ельников в условиях загрязнения целлюлозно-бумажного производства // Растит. ресурсы. 2018. Т. 54, № 1. С. 42–58.

Robakidze E.A., Torlopova N.V. Monitoring of the Spruce Forests Status under Pollution from Pulp and Paper Mill Emissions. *Rastitelnye Resursy* = Vegetation Resources, 2018, vol. 54, no. 1, pp. 42–58. (In Russ.).

26. *Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И.* Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 143 с.

Rodin L.E., Remezov N.P., Bazilevich N.I. *Procedural Guidelines for Studying the Dynamics and Biological Cycle in Phytocenoses*. Leningrad, Nauka Publ., 1968. 143 p. (In Russ.).

27. *Савельев Л.А., Кикеева А.В.* Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* на аэротехногенное загрязнение почвы свинцом в городских условиях // Тр. КарНЦ РАН. 2017. № 9. С. 73–83.

Savelev L.A., Kikeeva A.V. The Reaction of Ectomycorrhiza *Pinus sylvestris* on Aerial Technogenic Pollution of Soil Lead in an Urban Environment. *Transactions of KarRC RAS*, 2017, no. 9, pp. 73–83. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17076/eco442

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

Selivanov I.A. *Mycosymbiotrophism as a Form of Consortial Relations in the Plant Cover of the Soviet Union*. Moscow, Nauka Publ., 1981. 232 p. (In Russ.).

29. *Сизоненко Т.А.* Дыхательная активность эктомикориз ели сибирской и сосны обыкновенной в средней тайге // Лесоведение. 2017. № 3. С. 196–204.

Sizonenko T.A. Respiration of Ectomycorrhizas of the Norway Spruce and the Scots Pine in Middle Taiga. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2017, no. 3, pp. 196–204. (In Russ.).

30. *Сизоненко Т.А., Загирова С.В.* Структура и рост микоризных корневых окончаний сосны обыкновенной в условиях средней тайги // Лесоведение. 2011. № 4. С. 61–67.

Sizonenko T.A., Zagirova S.V. Structure and Growth of Mycorrhiza Root Tips in Coniferous Phytocenoses of Middle Taiga. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2011, no. 4, pp. 61–67. (In Russ.).

31. *Сизоненко Т.А., Загирова С.В.* Сезонная динамика строения эктомикориз *Picea obovata* в средней тайге // Экология. 2012. № 2. С. 102–105.

Sizonenko T.A., Zagirova S.V. Seasonal Changes in the Structure of *Picea obovata* Mycorrhizas in the Middle Taiga Subzone. *Ekologia* = Russian Journal of Ecology, 2012, vol. 43, no. 2, pp. 107–110. https://doi.org/10.1134/S1067413612020130

32. *Скупченко В.Б.* Вибрационная микротомия мягких тканей // Новые научные методики Коми филиала АН СССР. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1979. Вып. 2. 56 с.

Skupchenko V.B. Vibration Microtomy of Soft Tissues. *New Scientific Methods of the Komi Branch of the USSR Academy of Sciences*. Syktyvkar, Komi filial AN SSR Publ., 1979, iss. 2. 56 p. (In Russ.).

33. *Торлопова Н.В., Робакидзе Е.А.* Влияние поллютантов на хвойные фитоценозы (на примере Сыктывкарского лесопромышленного комплекса): моногр. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 144 с.

Torlopova N.V., Robakidze E.A. *The Influence of Pollutants on Coniferous Phytocenoses (Case Study of the Syktyvkar Timber Industry Complex)*. Yekaterinburg, UB RAS Publ., 2003. 144 p. (In Russ.).

34. *Тужилкина В.В., Плюснина С.Н.* Комплексная оценка состояния хвои *Picea obovata* (*Pinaceae*) в условиях аэротехногенного загрязнения // Растит. ресурсы. 2014. Т. 50, вып. 4. С. 579–587.

Tuzhilkina V.V., Plyusnina S.N. Evaluation of *Picea obovata* (*Pinaceae*) Needle Condition under Aerotechnogenic Pollution. *Rastitelnye Resursy* = Vegetation Resources, 2014, vol. 50, iss. 4, pp. 579–587. (In Russ.).

35. *Фаизова Л.И., Радостева Э.Р., Зайцев Г.А., Кулагин А.Ю.* Сравнительная характеристика анатомического строения эктомикориз *Pinus sylvestris* L. при произрастании на медно-колчеданных отвалах Учалинского горно-обогатительного комбината // Изв. Самарск. науч. центра РАН. 2011. Т. 13, № 1(4). С. 930–932.

Faizova L.I., Radosteva E.R., Zaitsev G.A., Kulagin A.Yu. The Comparative Characteristic of Anatomical Structure of *Pinus sylvestris* L. Ectomycorrhiza Growing on Copper-Pyrite Waste Dumps of Uchalimskiy Mining and Processing Combine. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2011, vol. 13, no. 1(4), pp. 930–932. (In Russ.).

36. *Ярмишко В.Т.* Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.

Yarmishko V.T. *Scots Pine and Atmospheric Pollution in the European North.* Saint Petersburg, NII Khimii SPbGU Publ., 1997. 210 p. (In Russ.).

37. Agerer R. Fungal Relationships and Structural Identity of their Ectomycorrhizae. *Mycological Progress*, 2006, vol. 5, pp. 67–107. https://doi.org/10.1007/s11557-006-0505-x

38. Čermák J., Cudlín P., Gebauer R., Børja I., Martinková M., Staněk Z. et al. Estimating the Absorptive Root Area in Norway Spruce by Using the Common Direct and Indirect Earth Impedance Methods. *Plant and Soil*, 2013, vol. 372, pp. 401–415. https://doi.org/10.1007/s11104-013-1740-y

39. Gavrilescu D., Puitel A.C., Dutuc Gh., Craciun G. Environmental Impact of Pulp and Paper Mills. *Environmental Engineering and Management Journal*, 2012, vol. 11, no. 1, pp. 81–85. https://doi.org/10.30638/eemj.2012.012

40. Helmisaari H.-S., Derome J., Nöjd P., Kukkola M. Fine Root Biomass in Relation to Site and Stand Characteristics in Norway Spruce and Scots Pine Stands. *Tree Physiology*, 2007, vol. 27, iss. 10, pp. 1493–1504. https://doi.org/10.1093/treephys/27.10.1493

41. Kalliokoski T. *Root System Traits of Norway Spruce, Scots Pine, and Silver Birch in Mixed Boreal Forests: An Analysis of Root Architecture, Morphology, and Anatomy*. Dissertationes Forestales. Vantaa, Finnish Forest Research Institute, 2011, vol. 121. 65 p. https://doi.org/10.14214/df.121

42. Kolesnikova A.A., Konakova T.N. The State of Soil Macrofauna in Pine and Spruce Forests of the Middle Taiga Zone during Reduction of Pulp and Paper Industry Emissions (Komi Republic). *Contemporary Problems of Ecology*, 2021, vol. 14, pp. 665–674. https://doi.org/10.1134/S1995425521060068

43. Kuznetsov M.A., Bobkova K.S. Organic Carbon Fluxes in the System Soil-Phytocenosis of Bilberry-Sphagnum Spruce Forest in the Middle Taiga Zone of the Komi Republic. *Russian Journal of Ecology*, 2014, vol. 45, pp. 338–344. https://doi.org/10.1134/S1067413614050099

44. Pregitzer K.S., King J.S., Burton A.J., Brown S.E. Responses of Tree Fine Roots to Temperature. *New Phytologist*, 2000, vol. 147, iss. 1, pp. 105–115. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00689.x

45. Qian X.M., Kottke I., Oberwinkler F. Influence of Liming and Acidification on the Activity of the Mycorrhizal Communities in a *Picea abies* (L.) Karst. Stand. *Plant and Soil*, 1998, vol. 199, pp. 99–109. https://doi.org/10.1023/A:1004243207414

46. Shanin V.N., Rocheva L.K., Shashkov M.P., Ivanova N.V., Moskalenko S.V., Burnasheva E.R. Spatial Distribution Features of the Root Biomass of Some Tree Species (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula* sp.). *Biology Bulletin*, 2015, vol. 42, pp. 260–268. https://doi.org/10.1134/S1062359015030115

47. Winner E.W., Atkinson C.J. Absorption of Air Pollution by Plants, and Consequences for Growth. *Trends in Ecology & Evolution,* 1986, vol. 1, iss. 1, pp. 15–18. https://doi.org/10.1016/0169-5347(86)90061-3

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest

Вклад авторов: Все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the manuscript