

# ТЕХНОГЕНЕЗ И СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ: ПОВРЕЖДЕНИЯ, АДАПТАЦИИ, СТРАТЕГИИ.

## ЧАСТЬ 3. ВЛИЯНИЕ НА РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ И КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ

**Р.В. Уразгильдин, А.Ю. Кулагин**

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра  
Российской академии наук, г. Уфа, Россия

Эл. почта: [urv@anrb.ru](mailto:urv@anrb.ru)

Статья поступила в редакцию 30.06.2021; принята к печати 18.08.2021

В третьей части обзора работ по изучению адаптивных реакций древесных растений на техногенные изменения среды описаны изменения радиального прироста стволовой древесины и корневых систем древесных растений. Основная масса исследований однозначно указывает на уменьшение радиального прироста древесных видов в ответ на промышленное загрязнение, потерю его чувствительности к климатическим сигналам, перераспределение долей ранней и поздней древесины в общем приросте, изменение длительности онтогенетических периодов, нарушение цикличности прироста в многолетней динамике, повышение числа ложных годичных колец или их выпадение, ускоренное начало старения древостоев, зависимость величины прироста от расстояния между древостоями и источниками эмиссии и от ландшафта местности, а также тесную связь между уменьшением ширины древесных колец и содержанием металлов и различных микроэлементов в кольцах, восстановление прироста после снижения объемов выбросов загрязняющих веществ. Однако нефтехимическое, радиационное и некоторые типы смешанных загрязнений способны стимулировать увеличение радиального прироста, при этом эффекты зависят от вида, возраста и жизненного состояния деревьев. Как правило, загрязнение вызывает существенное уменьшение коренасыщенности почвы всеми фракциями корней как в условиях промышленных центров, так и в опытах с искусственным внесением токсикантов в среду. Показаны различные адаптивные механизмы: перераспределение во фракционном составе в пользу увеличения долей тех или иных корневых фракций, эффект «избегания» наиболее загрязненных слоев почвенного профиля корневыми системами, активное выделение корневых экссудатов, препятствующих проникновению токсикантов в растение, и др. Нефтехимическое загрязнение способно стимулировать увеличение коренасыщенности почвы у хвойных древесных видов, однако для лиственных видов данный эффект носит видоспецифический характер, а радиоактивное загрязнение наносит более значительное повреждение корневым системам, чем радиальному приросту.

*Ключевые слова:* промышленное загрязнение, радиальный прирост стволовой древесины, корневые системы древесных растений, адаптивные реакции.

## STRUCTURAL AND FUNCTIONAL RESPONSES OF ARBOREAL PLANTS TO ANTHROPOGENIC FACTORS: DAMAGES, ADAPTATIONS AND STRATEGIES. PART III. IMPACT ON THE RADIAL INCREMENT AND ON THE ROOTAGE

**R.V. Urazgildin, A.Yu. Kulagin**

Ufa Institute of Biology at Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

E-mail: [urv@anrb.ru](mailto:urv@anrb.ru)

The present publication is the third of four reviews of reports addressing the responses of arboreal plants to anthropogenic factors. Here, the impact of different types of industrial pollution on the radial accretion of the trunk and on the rootage is considered. Most studies evidence unequivocally that industrial pollution leads to decreases in the radial accretion and in the sensitivity of the accretion to climatic cues, to the redistribution of the early and late wood in the total accretion, to changes in the durations of the ontogenetic periods and disorders in ontogenetic cycles, to the emergence or loss of the false annual rings, to accelerated senescence of forests, and to increases in the dependencies of accretion on the distance

between forests and the sources of pollution and on the features of landscape. The decreases in the annual rings widths strongly depend on the contents of metals and microelements in the rings. Upon a decrease in pollutant discharges, the annual accretion may become restored. With that, radionuclides, petrochemical and some types of mixed pollutants can stimulate accretion depending on plant species, age, and conditions. As a rule, industrial or experimental pollution causes significant decreases in soil contents of all rootage components. The adaptive responses of rootage to pollution include redistribution of its different components in favor of some of them upon the background of the general rootage decline. Roots may "avoid" the most polluted soil layers and may actively excrete exudates able to prevent the penetration of a pollutant into rootage. Petrochemical pollution may stimulate soil saturation with the rootage of most coniferous and only some deciduous plants in a species-specific manner. The radioactive pollution is more hazardous for rootage growth than for the radial accretion.

*Keywords:* industrial pollution, radial accretion of trees, tree rootage, adaptive responses.

## Введение

Радиальный прирост древесных растений – интегральный показатель, который отражает не только интенсивность роста деревьев на различных этапах онтогенеза, но также влияние комплекса факторов среды и степень адаптации растений к изменениям окружающей среды. Кроме климатических (температура, осадки, циклы солнечной активности), биотических факторов (инвазии хвое- и листогрызущих насекомых) и внутренних факторов роста и развития (периоды обильного плодоношения и переходы от одного онтогенетического состояния к следующему) за последнее столетие значительное влияние на прирост стал оказывать техногенез. Быстрое развитие промышленности вызывает загрязнение окружающей среды, а в связи с этим и снижение продуктивности лесных фитоценозов. Многие авторы указывают на отрицательное влияние поллютантов на радиальный прирост древесных растений, при этом отмечается эффективность использования дендрохронологических методов при биоиндикации состояния древостоев. На сегодняшний день имеется множество подходов к оценке влияния техногенеза на радиальный прирост: используются не только различные статистические методы оценки изменения ширины годичного прироста в ответ на загрязнение, но также определяется содержание металлов и других химических элементов и радиоактивных изотопов в отдельных древесных кольцах в привязке к конкретному источнику загрязнения и т. д. [1, 4, 7, 10, 11, 23, 27, 35, 41, 53, 69, 70–72, 77, 84, 86]. В то же время в ряде случаев отмечается увеличение радиального прироста деревьев в условиях повышенного загрязнения, иногда на короткое время [1, 15, 41, 47, 51].

Рост, развитие и устойчивость растительного организма зависят не только от состояния надземных вегетативных органов. Сведения об особенностях строения, развития и функционирования корневых систем древесных растений также необходимы для оценки состояния и устойчивости растений в условиях техногенеза и изменяющейся окружающей среды [13, 18, 20, 21, 26, 28–31, 56, 57, 87, 92, 96, 110]. Промышленное загрязнение оказывает влияние на корневые системы двумя путями: прямое воздействие загрязняющих ве-

ществ и воздействие на естественную среду обитания корней – почву [20, 61, 74, 110]. Непосредственное влияние токсикантов на корневые системы древесных растений в первую очередь связано с токсичностью загрязнителя. В условиях промышленного загрязнения происходит накопление токсических веществ в почве, что приводит к изменению распределения по глубине массы поглощающих корней [13, 22, 52, 56, 87, 96], наблюдаются увеличение массы мертвых корней [56], изменения в микоризообразовании [13, 17, 75, 78, 85, 108], изменения в химическом составе корней [63, 64, 66, 96]. Выявлены видоспецифические реакции корневых систем на условия окислительно-восстановительных процессов в почве. В зависимости от изменения интенсивности роста корней в длину при снижении окислительно-восстановительного потенциала вид может быть охарактеризован как чувствительный или толерантный к данному фактору [98].

Таким образом, в последние десятилетия значительно повысился интерес к установлению влияния техногенеза на радиальный прирост при помощи дендрохронологических методов исследования, а также на подземные органы древесных видов растений. Сведения о влиянии техногенного загрязнения на радиальный прирост ствола и рост корней противоречивы: имеются данные как об отрицательном, так и о положительном влиянии конкретного фактора, как это будет рассмотрено в данном обзоре. В то же время различные изменения радиального прироста оцениваются как отражение адаптивного потенциала, а изменения корненасыщенности почвы рассматриваются как видоспецифические адаптивные механизмы компенсации повреждений надземных вегетативных органов под влиянием токсикантов.

## 1. Влияние техногенеза на дендрохронологические параметры древесных растений

Обзор влияния техногенеза на радиальный прирост древесных растений проведен по климатическим зонам в направлении с запада на восток. В первую очередь дан обзор таежной зоны (Мурманская область, Республика Карелия, Архангельская область, Новгородская область) и зоны тундры (Норильск). Вто-

рой пояс составляют Европейская зона в пределах зарубежных стран (Эстония, Литва, Польша, Чехия, Италия), в Российской Федерации (Воронеж-Уфа-Карабаш-Кемерово-Красноярск-Братск) и зарубежные страны Азии – Китай и Корея. Отдельно показаны адаптивные реакции к новому виду загрязнения окружающей среды прошлого столетия – радиоактивному загрязнению (включая модельные опыты по облучению деревьев).

### Таяжная зона

Выявлены высокие коэффициенты корреляции между индексами прироста сосны (*Pinus sylvestris* L.) и объемами выбросов комбината «Печенганикель» (Мурманская обл.), свидетельствующие о наличии сильной отрицательной связи с выбросами диоксида серы (до  $-0,94$ ), никелевой пыли (до  $-0,65$ ) и медной пыли (до  $-0,78$ ). Показаны значительные перепады в величине прироста за длительный период: падение прироста до середины 1940-х годов (начало металлургического освоения района в 1937 году) и последующая его стабилизация; в 1970–1980-х годах новый заметный спад прироста с минимумом в 1987 году (период наиболее интенсивного аэротехногенного загрязнения); стремительное увеличение прироста до середины 1990-х годов (устойчивое сокращение выбросов медной и никелевой пыли до начала 1990-х годов); резкое падение прироста в конце 1990-х годов (восстановление производства в 1995–1997 годах и увеличение выбросов) и последующее уменьшение до 2011 года [38]. Аналогичные результаты получены в зоне воздействия атмосферных выбросов комбината «Североникель» (Мурманская обл.). В период высокой аэротехногенной нагрузки 1970–1990 годов происходило достоверное снижение радиального прироста и площади годичного прироста стволовой древесины сосны (*P. sylvestris* L.), а затем резкое увеличение данных показателей в период 5–8-кратного сокращения объемов выбросов в 2000–2014 годах. Корреляционный анализ выявил значимые отрицательные связи радиального прироста и площади прироста с объемами атмосферных выбросов. Несмотря на снижение интенсивности загрязнения и восстановление прироста регистрировалась двукратная потеря продуктивности деревьев [55]. Аналогично в Новгородской области показано, что на фоне существенного снижения атмосферных выбросов в районе предприятия азотных и комплексных удобрений прирост сосны значительно увеличивался [9].

Оценка значимости климатических факторов и загрязнения выбросами железорудного комбината ОАО «Карельский окатыш» для прироста сосны обыкновенной в северной части Республики Карелия показала, что величина радиального прироста имела статистически значимую отрицательную связь с со-

держанием Cu, Cd, Ni и Fe в древесных кольцах, но не с температурой или количеством осадков. На увеличение плотности древесины оказывали влияние не только старение деревьев и изменение географического положения древостоев с юга на север, но также положительная корреляция с увеличением содержания Mn и снижением Fe и Cr в древесных кольцах. Пики содержания Pb в кольцах совпадали со временем наиболее интенсивных испытаний атомного оружия в 1950–1970-х годах, но вместе с тем выявлена положительная корреляция Zn с Pb, вопреки ожидаемой отрицательной [43].

Исследование состояния спелых сосновых насаждений в зоне Северной Тайги (устье реки Северная Двина) на различных расстояниях от Архангельского целлюлозно-бумажного комбината и ТЭЦ показало, что величина радиального прироста уменьшалась при приближении к источнику выбросов, а плотность древесины увеличивалась. Коэффициент детерминации связи между величиной прироста и расстоянием до источника эмиссии значительно снижался от заболони к сердцевине, что связано с низким уровнем аэротехногенного загрязнения в 1940-х годах. На расстоянии 8 км и дальше от источника выбросов обнаружена значительная изменчивость между приростами в заболони и в периферийной части центрального цилиндра (25–54%). Наблюдалась тесная корреляция между увеличением диаметра ствола и шириной поздней древесины (от 0,781 до 0,836), при этом выявлено снижение соотношения между долей поздней древесины и величиной прироста по мере увеличения расстояния от источника загрязнения. Установлено снижение плотности древесины от основания к верхней части дерева и от сердцевины ствола к его заболони [101].

### Зона тундры

У лиственницы Гмелина в районе предприятий цветной металлургии г. Норильск (выбросы двуокиси серы и сопутствующих тяжелых металлов) в период до 1979 года в древостоях, находящихся в непосредственной близости от металлургического комбината, прирост был на 29% выше, чем в фоновых условиях (11 км к северу от г. Норильска), что объяснялось эпизодическими выбросами загрязнителей, когда сера и микродозы тяжелых металлов влияли на лиственницу как удобрения. После запуска новых мощностей в 1979 году прирост лиственницы в импактной зоне в 1981–1993 годах уменьшился на 49%, при этом в контрольных условиях он синхронно снизился на 21%, что свидетельствовало о значительном расширении территории техногенного воздействия. Таким образом, на долю промышленных выбросов приходилось 28% падения прироста. С 1990 года прирост в фоновых условиях фактически не менялся, но в импактной зоне он снизился на 42% в сравнении с контролем,

что являлось результатом хронического загрязнения повышенными уровнями выбросов. Показано, что все наблюдаемые изменения происходили в основном за счет колебаний величины ранней древесины, поздняя древесина была менее всего подвержена воздействиям стрессовых факторов [16].

### Зарубежная европейская зона

В результате подщелачивания почв (рН 7,8–8,1) и высоких концентраций К, Са и Mg в почве после 40-летнего щелочного пылевого загрязнения (рН 13,2–12,7) от цементного завода в Эстонии выявлено значительное снижение радиального прироста сосны в период больших объемов выбросов пыли (1966–1991 годы). Влияние выбросов на прирост ели также было отрицательным, но слабым. При этом взаимосвязь между приростом и климатом (температура и осадки) была одинаковой в загрязненных и контрольных условиях, однако для ели значимыми климатическими переменными в условиях загрязнения являлись температура и осадки летних месяцев, а для сосны – весенняя температура и зимние осадки. Сокращение выбросов пыли в 1992 году стимулировало восстановление прироста древостоев сосны [94].

В ельниках и сосняках до начала работы завода азотных удобрений «Achema» в округе Jonava (Республика Литва) максимумы прироста были связаны с повышением температуры воздуха в начале вегетации, минимумы – с ее понижением, причем колебания прироста были близки к 11-летней ритмичности. В зонах интенсивного (3–10 км) и умеренного (11–20 км) промышленного загрязнения во время начала работы завода низкий уровень эмиссии CO, SO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub> и NH<sub>3</sub> стимулировал радиальный прирост сосны обыкновенной на 15–25 и 10%, соответственно, относительно контроля. При повышении объемов выбросов до 37–40 тысяч тонн в год в зоне интенсивного промышленного загрязнения прирост уменьшился на 40–60% в ельниках и на 30–50% в сосняках, а в зоне исключительно интенсивного загрязнения – на 70%. Период повышения солнечной активности стимулировал выход древостоев в контроле из глубокой депрессии, и прирост увеличился на 20%, но у поврежденных древостоев прирост не восстановился. Значительное уменьшение объемов эмиссий сразу повлекло восстановление прироста, и он стал выше, чем в условиях контроля, причем в зоне интенсивного загрязнения он значительно превзошел прирост в зоне умеренного загрязнения. Линейная регрессия выявила уменьшение воздействия завода на прирост с увеличением расстояния от источника эмиссии. Показано, что молодняки менее устойчивы к выбросам, чем остальные возрастные группы, а хвойные древесные породы в большей степени подвержены угнетению, чем лиственные. Так, в зоне интенсивного загрязнения в

первые десять лет после пуска завода прирост у лиственных видов не изменился, ощутимое снижение проявилось только в последующие пять лет: у дуба и ясеня он снизился до 75% к контролю, у осины – до 71, у березы и ольхи черной – до 76, у ольхи серой – до 79%, а у тополя канадского почти не изменился. В последующие годы прирост этих видов в зоне интенсивного загрязнения стабилизировался на достигнутом уровне, а в зоне умеренного загрязнения прирост у дуба и ольхи черной незначительно увеличился, у осины и березы несколько снизился, у ольхи черной, серой и тополя канадского не изменился [47, 107].

Серия публикаций посвящена оценке радиального прироста древесных видов (сосна, ель, пихта, лиственница) в различных промышленных центрах Польши, где послевоенное интенсивное развитие тяжелой промышленности привело к существенному загрязнению окружающей среды комплексом газообразных загрязнителей (SO<sub>2</sub>, CO, NO<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>S) и твердых примесей, включая металлы (Na, Mg, Fe, Ni, Cu, Zn, Pb). Это сопровождалось резким сокращением прироста древесных колец (особенно вблизи от источников загрязнения) и накоплению в них металлов в значительных концентрациях, а также к выпадению годичных древесных колец. Давление промышленного загрязнения уменьшило восприимчивость деревьев к экологическим сигналам. Указывается, что ель является самой чувствительной среди исследованных видов, менее чувствительна сосна, наименее чувствительна лиственница. После введения безвредных для окружающей среды технологий в начале 1990-х годов уровни загрязнения воздуха уменьшились, и произошло резкое восстановление радиального прироста [62, 69, 73, 81, 99, 103, 104, 111].

Показано, что не все древесные виды пригодны для оценки дендрохронологическими методами загрязнения территорий теми или иными металлами. Например, для восстановления хронологии загрязнения ртутью по всей Чешской Республике лиственница (*Larix decidua* Mill.), характеризующаяся относительно низким и постоянным числом колец заболони, регистрировала изменения атмосферных концентраций Hg более достоверно, чем сосна (*Pinus sylvestris* L.) – порода с относительно высоким и переменным числом колец заболони. Выявлена сильная связь между годом пика Hg и числом колец заболони ( $p = 0,012$ ,  $r^2 = 0,35$ ), а также между годом пика Hg и пограничным слоем между заболонью и сердцевинной ( $p < 0,001$ ,  $r^2 = 0,65$ ), не совпадающие с изменениями уровней Hg в атмосфере; следовательно, гораздо большее число колец способствовало транслокации и сдвигу пиков Hg в древесных кольцах вспять по времени [90].

В городе Терни (Италия) радиальный прирост дуба в 1958–2009 годах значительно уменьшился у деревьев, растущих вблизи сталелитейной фабрики и уста-



новки для сжигания отходов, тогда как накопление микроэлементов (Cr, Co, Cu, Pb, Hg, Mo, Ni, Tl, W, U, V и Zn) в древесных кольцах увеличилось. Особенно ярко эти тенденции проявились в 1980-х и 1990-х годах (пик загрязнения), при этом интенсивность сигналов уменьшалась с удалением деревьев от промышленного предприятия [95].

### Европейская часть Российской Федерации

В промзоне г. Воронежа вблизи заводов синтетического каучука, горно-обогачительного оборудования и ТЭЦ обнаружено не только снижение радиального прироста сосняков, но и нарушение его цикличности в многолетней динамике [48]. На примере 40-летних древостоев сосны вдоль автотрассы Воронеж-Ростов показано, что при приближении к автотрассе снижался абсолютный прирост (в основном за счет поздней древесины) и резко возрастала амплитуда колебаний прироста как по ширине всего кольца, так и по ширине поздней древесины. За последние 20 лет выявлена тенденция перераспределения доли участия ранней и поздней древесины в снижении общего прироста в сторону ранней. Наиболее глубокие и длительные депрессии прироста отмечены возле автотрассы, особенно в последнем десятилетии. Сравнение участков дороги с разной интенсивностью движения (180 и 1300 авт./ч) показало снижение общего прироста в 1,8 раза (на 44,4%) при повышении трафика [36].

В естественных условиях хребта Каратау (Южный Урал) прирост дуба сильно уменьшался после холодных зим, если сразу же наблюдались инвазии шелкопряда, а в антропогенных условиях (Уфа, Предуралье) прирост и без инвазий всегда реагировал снижением на холодные зимы [32–33]. Указывается, что достаточно сильные внешние воздействия могут ускорить или притормозить у древесных видов переход от одного этапа онтогенеза к следующему [40]. Так показано, что в условиях нефтехимического загрязнения в Уфе у сосны и дуба значительно сокращалась длительность онтогенетических периодов, у ели и липы не изменялась, а у лиственницы и березы, напротив, значительно увеличивалась. В такой разнообразии ответных адаптивных реакций прослеживаются онтогенетические стратегии адаптации древесных видов к экстремальным факторам окружающей среды. Кроме того, указывалось на снижение чувствительности прироста к климатическим сигналам в условиях загрязнения. Показано, что нефтехимическое загрязнение окружающей среды вызывало видоспецифические реакции прироста: для хвойных видов углеводородное загрязнение выступало в качестве «внекорневой подкормки» и стимулировало увеличение радиального прироста, причем у ели и лиственницы – начиная с генеративного периода (то есть влияло только на взро-

слые растения), а у сосны – на протяжении всего онтогенеза; у лиственных видов наблюдалось подавление прироста, причем у дуба и липы незначительное, но на протяжении всего онтогенеза, а у березы выявлена значительная стимуляция прироста в ювенильном и виргинильном периодах, однако, начиная с генеративного периода, различия между загрязнением и контролем полностью исчезали. Видоспецифичность данных реакций объясняется эколого-биологическими особенностями видов: сосна, лиственница (светлохвойные деревья) и береза (мелколиственное дерево) относятся к быстрорастущим пионерным видам, поэтому «внекорневая подкормка» срабатывает как стимулятор прироста; ель (темнохвойное дерево), дуб и липа (широколиственные деревья) относятся к медленнорастущим древесным видам. Поскольку у лиственных видов площадь контакта и поглощения токсиантов через ассимиляционный аппарат значительно больше, чем у хвойных, промышленное загрязнение в конечном итоге приводит к подавлению их прироста [3, 8, 44, 49].

В сосняках (*Pinus sylvestris* L.), прилегающих к Карабашскому медеплавильному комбинату (Челябинская область), наблюдалось значительное снижение прироста и нарушение характера связи прироста с климатическими факторами: при резком возрастании стандартного отклонения индексов прироста понижалось отношение «сигнал-шум», снижалась сила корреляционной связи прироста с осадками и с температурой, снижалась суммарная доля дисперсии, объясняемая климатическими переменными, пик функции отклика на осадки смещался к январю-февралю при сравнении с контролем (май-июнь), но функция отклика на температуру оставалась неизменной. В импактной зоне увеличивалась чувствительность хронологии к стрессовым факторам, а также число выпавших колец (до 0,83–2,19%). Глубокие и продолжительные минимумы прироста совпадали по времени с возникновением завода в 1910 году (9-летняя депрессия), с введением в строй комбината в 1933 году (12-летняя депрессия) и с максимальным объемом производства в 1970-е годы (11-летняя депрессия) [34].

В условиях промышленного центра Кемерово по мере приближения к наиболее загрязненным промышленным объектам при общем угнетении прироста сосны и березы отмечено, что прирост сосны подвержен угнетению значительно больше (на 62,2% по сравнению с контролем), чем у березы (на 42,1%) [39].

В условиях промышленного центра Красноярска загрязнение влияет на прирост сосны обыкновенной и рябины обыкновенной пренебрежительно мало, у ели колючей и березы повислой подавляет прирост только на начальных этапах роста (до 15 и 25 лет соответственно), а далее различия с контролем исчезали. Однако загрязнение вызывало значительное сужение

годовых колец вяза приземистого, тополя бальзамического, черемухи Маака и яблони ягодной на протяжении всего онтогенеза, что позволяет использовать их в качестве индикаторов. Загрязнение вызывало ускоренное «старение» насаждений березы, вяза, черемухи и яблони, которое характеризовалось относительно резким уменьшением ширины годовых колец с возрастом [24].

Город Братск является крупным промышленным центром со смешанным составом пылегазовых выбросов из-за близкого расположения промышленных источников относительно друг друга, в районе которых заложены пробные площади в сосновых древостоях в зонах экстремального, сильного и слабого загрязнения. Там показано значительное и достоверное увеличение прироста по мере приближения от зоны слабого к зоне экстремального загрязнения. Так, в зоне экстремального загрязнения общий прирост возрастал в 1,8 раза по сравнению с зоной слабого загрязнения, причем возрастание поздней древесины значительно больше (в 2,1 раза) по сравнению с ранней (в 1,7 раза). По мере усиления загрязнения происходило перераспределение в долях участия ранней и поздней древесины в сторону уменьшения доли ранней (с 72,3 до 68,8%) и увеличения доли поздней (с 27,7 до 31,2%) [50].

### Зарубежные страны Азии

Оценка прироста сосны Массона (*Pinus massoniana* L.), растущей на загрязненных и незагрязненных местах в дельте Жемчужной реки (южный Китай), показала, что атмосферное загрязнение ( $\text{SO}_2$  и кислотные дожди) являлось основным фактором, способствующим его уменьшению после 1980-го и особенно после 1990 года. Представлен прогноз о дальнейшем ухудшении прироста и состояния древостоев в целом [79].

Снижение ширины годовых колец сосны Тунберга (*Pinus thunbergii* Parl.) в районе города Ульсан (Южная Корея) началось в 1968–1983 годах из-за загрязнения от комплексов тяжелой и нефтехимической промышленности. Влияние газов ( $\text{SO}_2$ ,  $\text{O}_3$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{CO}$ ) и суммы взвешенных частиц на величину прироста было незначительным. Оценка содержания тяжелых металлов в годовых кольцах показала, что из всех изученных металлов (Cu, Cr, Pb, Ni, Fe, Zn, Mg, Ca, Mn) самым сильным влиянием на прирост характеризовался свинец в концентрациях более 6 ppm [106].

### Радиоактивное загрязнение

К новому виду загрязнения окружающей среды прошлого столетия следует отнести радиоактивное загрязнение, появление которого привлекло внимание специалистов к проблеме реакции радиального прироста на выбросы радионуклидов. В год аварии Чернобыльской АЭС зафиксировано достоверное

уменьшение слоя ранней древесины до 20% в годовых кольцах деревьев сосны обыкновенной, однако воздействие на прирост поздней древесины не выявлено. В послеварийный период (1987–1989 годы) прирост ранней и поздней древесины у здоровых деревьев восстановился, а у ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих остался ниже контрольных показателей до 17,5%. В 2005–2009 годах положительный эффект радиации на прирост здоровых деревьев нарастал (ранней древесины – до 81%, поздней – до 80,5%), а в 2010–2015 годах сменился уменьшением (ранней древесины – до 61%, поздней – до 66,4%). Влияние радиации на раннюю древесину ослабленных деревьев достоверно не проявилось, у поздней древесины положительный эффект прослежен до 2000–2004 годов (до 36%). У сильно ослабленных и усыхающих деревьев в 2005–2009 годах отчетливо проявлялось угнетение ранней древесины (до 44,6 и 41,8%), однако изменения у поздней древесины не выявлены [6]. Аналогичные результаты существенного уменьшения ширины годовых колец сосны обыкновенной после аварии и последующего восстановления прироста, а также изменения в соотношении ранней и поздней древесины (увеличения в 1986-м и уменьшения в 1987 году) выявлены и другими авторами [14, 37, 54, 105]. Кроме того, зафиксировано повышенное количество случаев появления у деревьев сосны ложных (двойных) годовых колец древесины (1986 год) и в ряде случаев выпадение годовых колец (1988–1989 годы) [25, 42]. Вследствие того, что снижение прироста в 1986–1988 годах было характерно для деревьев с сильным повреждением хвои, высказано мнение, что повреждение ассимиляционного аппарата в большей мере влияло на потери прироста древесины, чем прямое воздействие радиации [25, 102].

Деревья дуба характеризовались большей устойчивостью к ионизирующему излучению в сравнении с сосной, поэтому радиоактивное загрязнение оказывало специфическое воздействие на их прирост: в год аварии на Чернобыльской АЭС наблюдалась резкая депрессия прироста, но во все последующие послеварийные годы значительная его стимуляция (за счет прироста поздней древесины), причем для старых деревьев этот эффект был кратковремен, а для молодых – продолжителен [36].

Модельные опыты по облучению деревьев сосны смолистой в течение нескольких лет показали уменьшение радиального прироста древесины (причем наиболее заметно в комлевой части) при 1–5 рентген/день, однако увеличение кроны дерева заметно снижало данный эффект радиации [112]. В другом опыте гамма-облучение семян сосны при 0,01 рентген/ч стимулировало наряду со снижением интенсивности роста в высоту активность камбия и более быстрый рост ксилемы и флоэмы в сравнении с контролем. Вы-

сказано предположение, что радиация подавляла в растениях синтез эндогенного ауксина, стимулирующего скорость роста в высоту, и усиливала образование гиббереллинов и/или цитокининов, регулирующих прирост по толщине ствола [67].

## II. Влияние техногенеза на рост корней древесных растений

Обзор влияния техногенеза на корневые системы древесных растений проведен по климатическим зонам в направлении с запада на восток. В первую очередь дан обзор таежной зоны (Финляндия, Мурманская область). Далее рассмотрены Европейская зона в пределах зарубежных стран (Чехия, Украина) и в пределах Российской Федерации (Липецк-Стерлитамак-Уфа-Карабаш-Кемерово-Красноярск-Братск). Отдельно рассмотрены адаптивные реакции в модельных опытах по внесению токсикантов в среду.

### Таежная зона

В бореальных хвойных лесах юго-западной Финляндии выявлено значительное увеличение биомассы мелких корней сосны при удалении от медно-никелевой плавильной установки – от 1 г/м<sup>2</sup> на расстоянии 0,5 км до 252 и 271 г/м<sup>2</sup> на расстоянии 4 и 8 км соответственно. На самом загрязненном участке (0,5 км) 98% мелких корней были мертвыми, а для участков на расстоянии 4 и 8 км этот показатель составлял всего 13 и 18%. Внесение удобрений и известкование загрязненного участка увеличивали выживаемость мелких корней и снижали концентрации Cu и Ni в них при сравнении с контрольным участком, но не стимулировали рост мелких корней. Существенных различий между участками на расстоянии 4 и 8 км не наблюдалось [76].

Аддитивное действие SO<sub>2</sub> и высоких доз тяжелых металлов в условиях Кольского полуострова усиливало их влияние на корневые системы хвойных древесных видов, что вызывало массовую гибель (до 70–75%) корней всех фракций – от самых тонких поглощающих до скелетных корней. У сосны общая масса корней уменьшалась в 1,5–3 раза, а физиологически активных корней – в 2–4 раза. При этом все жизнеспособные физиологически активные корни в условиях сильного атмосферного загрязнения «уходили» на большую глубину (1 м и более), чем в контроле (не глубже 0,25–0,3 м). Однако при этом в зоне сильного загрязнения у сосны наблюдалось на несколько порядков более интенсивное, чем в контроле, микоризообразование на корнях [57].

### Зарубежная Европа

В условиях долгосрочного загрязнения воздуха в районе Есеницких гор (Чешская Республика) показано значительное изменение почвенной среды и превы-

шение предельных концентраций магния и кальция в 8 и 13 раз соответственно. Усыхание деревьев норвежской ели в первую очередь связано с уменьшением числа скелетных корней и увеличением углов между ними. Усыхающие деревья имеют в среднем пять скелетных корней с максимальными углами между ними 173°, при этом 93% всех корневых систем были сосредоточены в верхнем горизонте почвы до 10,2 см, что свидетельствовало о низкой механической стабильности почвы [59].

Вследствие острого облучения сосен после аварии на Чернобыльской АЭС прирост в корнях резко снизился в 1987 году, после чего кольца ксилемы не откладывались [37].

### Европейская России вне зоны тайги

Исследования лиственницы Сукачева в условиях полиметаллического загрязнения Стерлитамакского промышленного центра показали снижение как общей корненасыщенности почвы в условиях загрязнения относительно контроля (в 1,6 раза), так и массы поглощающих (в 1,4 раза), полускелетных (в 1,8 раза) и скелетных корней (в 3,3 раза). При этом в общей корневой массе в условиях загрязнения происходило перераспределение во фракционном составе в сторону увеличения доли поглощающих корней (на 10,4%) на фоне уменьшения долей полускелетных (на 1,9%) и скелетных (на 8,6%) [31]. Довольно интересным в условиях загрязнения почв тяжелыми металлами является факт не только снижения корненасыщенности лесной подстилки тонкими проводящими корнями сосны, но и полного «избегания» корнями подстилки при максимальном уровне загрязнения [13].

Крупный блок исследований посвящен изучению корневых систем древесных видов в условиях нефтехимического загрязнения Уфимского промышленного центра. Для хвойных и лиственных видов установлены следующие видоспецифические реакции.

1. У всех хвойных видов в условиях загрязнения при сравнении с контролем существенно увеличивалась общая корненасыщенность почвенного профиля (сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. – в 1,5 раза, лиственница Сукачева *Larix sukaczewii* Dyl. – в 1,3 раза, ель сибирская *Picea obovata* Ledeb. – в 1,6 раза), и в разной степени всеми фракциями корней: у сосны незначительно – поглощающими (в 1,1 раза), но существенно – полускелетными (в 1,3 раза) и скелетными (в 1,6 раза); у лиственницы – существенно поглощающими (в 1,4 раза), полускелетными (в 1,5 раза) и скелетными (в 1,3 раза); у ели существенно – поглощающими (в 2,1 раза), полускелетными (в 1,3 раза) и скелетными (в 1,6 раза). В условиях загрязнения показано перераспределение относительно контроля у фракций корней общей корневой массы: у сосны – в сторону уменьшения долей поглощающих (на 2,3%)



и полускелетных (на 1,2%) при увеличении доли скелетных (на 3,6%) корней; у лиственницы – в сторону увеличения долей поглощающих (на 1,0%) и полускелетных (на 1,5%) при понижении доли скелетных (на 2,4%) корней; у ели – в сторону увеличения доли поглощающих (на 3,3%) при понижении долей полускелетных (на 1,3%) и скелетных (на 2,0%) корней [18, 46].

2. У лиственных древесных видов, в отличие от хвойных, нет общей адаптивной реакции в ответ на нефтехимическое загрязнение. Общая корненаасыщенность в условиях загрязнения при сравнении с контролем существенно увеличивалась у дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и клена остролистного (*Acer platanoides* L.) – в 1,2 и 2,9 раза соответственно, практически не изменялась у липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth), но существенно снижалась у ивы белой (*Salix alba* L.) – в 2 раза. При этом наблюдались видоспецифические реакции корневых фракций: в условиях загрязнения у дуба существенно уменьшалась корненаасыщенность поглощающими (в 1,6 раза) корнями, но увеличивалась – полускелетными (в 1,3 раза) и скелетными (в 1,3 раза) корнями; у липы существенно увеличивалась корненаасыщенность поглощающими (в 1,5 раза) и полускелетными (в 1,8 раза) и незначительно – скелетными (в 1,1 раза) корнями; у березы существенно увеличивалась корненаасыщенность поглощающими корнями (в 1,3 раза), но незначительно уменьшалась – скелетными корнями (в 1,1 раза), масса полускелетных корней не изменялась; у ивы существенно уменьшалась корненаасыщенность всех корневых фракций (поглощающих – в 1,3, полускелетных – в 1,2, скелетных – в 2,9 раза); у клена существенно увеличивалась корненаасыщенность всех корневых фракций (поглощающих – в 2,2, полускелетных – в 1,8, скелетных – в 3,4 раза). В условиях загрязнения при сравнении с контролем показано перераспределение фракций корней в общей корневой массе: у дуба – в сторону уменьшения доли поглощающих (на 1,3%) при увеличении доли скелетных (на 1,2%) корней, полускелетные корни не изменяются; у липы – в сторону увеличения долей поглощающих (на 1,2%) и полускелетных (на 3,4%) при понижении доли скелетных (на 4,6%) корней; у березы – в сторону увеличения доли поглощающих (на 6,2%) при понижении долей полускелетных (на 0,1%) и скелетных (на 6,1%) корней; у ивы – в сторону увеличения доли поглощающих (на 24,7%) и полускелетных (на 10%) при понижении доли скелетных (на 34,6%) корней; у клена – в сторону уменьшения доли поглощающих (на 5,6%) и полускелетных (на 4,4%) при увеличении доли скелетных (на 10%) корней [2, 5, 12, 44, 58].

3. Характерной особенностью во всех указанных исследованиях являлось резкое «поднятие» к верхним почвенным горизонтам уровня максимальной кор-

ненаасыщенности в условиях загрязнения при сравнении с контролем. Обсуждаются роль углеводородного загрязнения в качестве корневой и внекорневой подкормки, а также компенсаторное увеличение корненаасыщенности почвы в условиях загрязнения при снижении жизненного состояния надземной части древостоев.

Проанализировано влияние разных типов загрязнения – полиметаллического (Липецкий промцентр) и нефтехимического (Уфимский промцентр) – на корневые системы березы. Исследования показали, что корненаасыщенность почвы в насаждениях березы в Уфимском промышленном центре значительно выше, чем в Липецком. Выявлены видоспецифические реакции: при усилении степени загрязнения в условиях полиметаллического загрязнения корненаасыщенность поглощающими корнями в слое почвы 0–50 см значительно снижалась при сравнении с контролем (284,99 и 315,97 г/м<sup>2</sup> соответственно), а в условиях нефтехимического загрязнения, напротив, значительно возрастала (887,32 и 682,21 г/м<sup>2</sup> соответственно). При этом в условиях полиметаллического загрязнения из всего почвенного профиля резко выделялся слой почвы 0–10 см, в котором корненаасыщенность почвы поглощающими корнями в 1,34 раза выше при сравнении с контролем, но далее по мере углубления корненаасыщенность снижалась в 1,08–1,65 раза при сравнении с контролем. В обоих промцентрах максимальная корненаасыщенность почвы поглощающими корнями отмечалась на глубине 0–10 см: в условиях полиметаллического загрязнения здесь сосредоточено 42,6% всей массы поглощающих корней, а в условиях нефтехимического загрязнения – 29,72%. Разница в корненаасыщенности между двумя промышленными центрами связана с преобладанием углеводородов в структуре выбросов нефтеперерабатывающих предприятий, которые могут вовлекаться в метаболизм в качестве корневой и внекорневой подкормки [19].

### Экспериментальные исследования

Корневые экссудаты (особенно низкомолекулярные органические кислоты) могут изменять биодоступность стойких органических загрязнителей. В экспериментах с обработкой десяти видов городских деревьев и кустарников (лоропеталума *Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliv., гардений *Gardenia ellis* J. Ellis и *G. jasminoides* J. Ellis, фотинии *Photinia fraseri* Dress, бирючины *Ligustrum japonicum* Thunb., рододендрона *Rhododendron simsii* Planch., османтуса *Osmanthus fragrans* Lour., самшита *Buxus sinica* Siebold & Zucc., камелии *Camellia sasanqua* Thunb., бересклета *Euonymus japonicus* Thunb.) фенантроном (в концентрациях 200 и 2000 мг/кг<sup>-1</sup>) в городе Пинсяне (Китай) показано, что высокая концентрация фенантрена стимулировала значительное увеличение количества соединений



в составе корневых экссудатов (256) при сравнении с низкой концентрацией (180). В составе экссудатов, полученных после обработки, доминирующими соединениями (более 92% состава) были углеводы, фенолы и сложные эфиры. Из всех веществ в составе экссудатов наибольшее количество составляли фенолы (80%), нитрилы – наименьшее. В составе вторичных корневых экссудатов обнаружены кетоны, альдегиды, амины и гетероциклические соединения, к редко встречающимся отнесены спирты, хиноны, простые эфиры, ацилы и нитрилы. Анализ основных компонентов показал, что у деревьев, обработанных фенантроном в высокой концентрации, имели место достоверные изменения в составе соединений корневых экссудатов (30,5% общих вариаций), тогда как при низкой концентрации фенантрена и в контроле изменения значительно меньше (25,6 и 15,8% общих вариаций соответственно). Из всех древесных видов *R. simsii* выделял максимальное количество соединений в составе экссудатов (89), а *L. japonicus* – наименьшее (46) [109].

Присутствие Cd в ризосфере ингибировало удлинение корня и влияло на его анатомию. Наличие Cd в ризосфере в концентрациях, которые не вызывали значительного некроза, стимулировали увеличение диаметра корня. Например, корни ивы и тополя, выращенные в среде, содержащей Cd, короче и толще, чем у растений, выращенных в среде, не содержащей Cd, что объясняется увеличением размера паренхимных клеток. Клоны ивы, характеризующиеся высокой толерантностью к Cd, имели большую долю эпидермальной и эндодермальной тканей, чем клоны, чувствительные к Cd, которые имели большую долю тканей центрального цилиндра [82, 83].

В опытах с внесением в почву водных растворов солей тяжелых металлов и микроэлементов в умеренной и избыточной концентрациях (Pb, Cd, Zn, Cu, Ni, Mn и Hg) в молодых культурах различных пород деревьев показана, главным образом, депрессия таких параметров, как удлинение корней, производство биомассы, инициация корней и формирование корневых волосков в зависимости от архитектуры всей корневой системы. Токсичность тяжелых металлов нарушала минеральное питание корней деревьев. Обсуждаются механизмы толерантности (синтез фитохелатинов, повышение pH в ризосфере, микоризообразование) в стратегии противодействия металлам [78].

Обработка саженцев тополя *Populus euramericana* cv. «74/76» разными концентрациями O<sub>3</sub> и N (в виде мочевины) показала, что при увеличении концентрации только N (с 0 до 200 кг×га<sup>-1</sup> в год) значительно возросла масса мелких корней (с 6 до 9 г) и побегов (со 150 до 200 г), незначительно возросла масса крупных корней (с 31 до 32,5 г), но снижалось соотношение корень/побег (с 0,25 до 0,2). При увеличении концент-

рации только O<sub>3</sub> (с 0 до 80 частей на миллион) значительно снижалась масса мелких и крупных корней (с 6 до 4 и с 31 до 24 г соответственно) и побегов (со 150 до 115 г), однако соотношение корень/побег (0,25) практически не изменялось. При совместном воздействии O<sub>3</sub> и N показано, что постепенное увеличение концентрации N в градиенте пяти вариантов увеличения концентрации O<sub>3</sub> заметно снижало ингибирующее действие озона, значительно увеличивая массу мелких (на 23,0%) и крупных (на 12,8%) корней и побегов во всех вариантах опыта, но при этом значительно снижалось соотношение корень/побег (на 19,7%). Таким образом, на корневые системы оба элемента влияли значительно сильнее, чем на побеги. Мелкие корни были одинаково чувствительны как к O<sub>3</sub>, так и к N, однако крупные корни были чувствительны только к высоким концентрациям O<sub>3</sub>. Дисперсионный анализ показал высокую значимость N для мелких корней, а O<sub>3</sub> – для соотношения корень/побег, но совместное их воздействие не являлось статистически значимым для всех исследованных параметров [80].

Лабораторные и полевые эксперименты показали, что кислотные осадки оказывали значительное негативное воздействие на мелкие корни, причем длина корня была более чувствительна, чем корневая биомасса. Значительное поглощение азота и повышенное содержание тропосферного озона не оказывали воздействия на количественные параметры корней, однако повышенное содержание CO<sub>2</sub> имело значительный положительный эффект. Негативный эффект кислотных осадков и положительный эффект повышенного CO<sub>2</sub> увеличивались со временем; следовательно, эффекты являлись стойкими вопреки действию других факторов. Эктомикоризная колонизация оказалась неподходящим параметром для оценки загрязнения окружающей среды, однако положительно влияла на длину и биомассу тонких корней [68].

Экспериментально показано, что мелкие корни деревьев ели *Picea abies* (L.) H. Karst. и тополя *Populus tremula* L. хорошо адаптировались к условиям загрязнения тяжелыми металлами, но их фитостабилизационные возможности очень низки. В загрязненной почве в тонких корнях тяжелые металлы накапливались примерно в 10–20 раз больше, чем в контроле, а способность связывать тяжелые металлы достигала своего максимума уже после первого вегетационного периода. Мелкие корни ели при сравнении с тополем, как правило, накапливали больше тяжелых металлов. Медь и цинк накапливались в стенках клеток эпидермиса больше, чем в коре, однако накопившиеся в мелких корнях тяжелые металлы составляли всего 0,03–0,2% их общего количества в почвах [65].

Кислотность почвы и связанная с ней токсичность алюминия оказывали большее влияние на ель и пихту, чем на другие хвойные породы. Алюминий нака-

плывался предпочтительно в корневых кончиках, где он влиял на деление и удлинение клеток, скорость удлинения корня, минеральное питание путем ингибирования поступления Са и К. Закупоривание ксилемы каллезой в корнях ели рассматривается как один из отличительных симптомов токсичности Al. Скорость удлинения корня и образование каллезы могут быть использованы в качестве индикаторов повреждения Al. Корневые системы ели, подверженные повышенному осаждению азота и повышенной кислотности почвы, проявляли тенденцию к снижению роста мелких корней, понижению отношения живых мелких корней к мертвым, нарушению порядка разветвления, возникновению точек отмирания корня и уменьшению микоризации. Однако уменьшение осаждения азота и серы обычно приводило к стабилизации и постепенному восстановлению мелких корней. Интенсивность роста скелетных корней является мерой жизнеспособности корневой системы. Пропорция между количеством скелетных корней и другими корневыми параметрами (например, количество поглощающих корней, длина корня) указывало на периоды существенного разрастания корня. Снижение данных параметров может быть показателем ограниченного снабжения водой или питательными веществами и токсичностью почвенных условий. Формирование побочных корней (корней, сформированных в нарушенной последовательности с потерей корневых порядков) проявлялось в неблагоприятных условиях окружающей среды, например, засуха, инфекции, подкисление почвы. Побочные корни возникали от первичного корня, в основном из раневого каллуса, камбиальной ткани или паренхимной ткани флоэмы [97].

## Заключение

Анализ публикаций показывает (табл. 1), что в ответ на промышленное загрязнение, как правило, наблюдается однозначное уменьшение величины радиального прироста древесных видов [3, 8, 25, 33, 34, 36, 38, 39, 42–44, 48, 55, 62, 69, 73, 79, 81, 94, 95, 99, 101, 103, 104, 106, 111, 112], потеря его чувствительности к климатическим сигналам [3, 34, 43, 47, 49, 103, 104], перераспределение долей ранней и поздней древесины в общем приросте [6, 14, 16, 36, 37, 50, 54, 101, 105], изменение длительности онтогенетических периодов и нарушение цикличности прироста [3, 40, 48, 49], появление повышенного количества ложных годовичных колец или их выпадение [25, 34, 42, 62], ускоренное начало старения древостоев [3, 24, 49], зависимость величины прироста от расстояния между древостоями и источниками эмиссии и от ландшафта местности [36, 39, 62, 69, 95, 101, 103, 104, 107], а также тесная связь между уменьшением ширины древесных колец и объемами промышленных выбросов, содержанием в годовичных кольцах металлов и различных микроэлементов [38, 43, 95, 104, 106], восстановление прироста после снижения объемов выбросов загрязняющих веществ [9, 38, 55, 62, 69, 73, 81, 94, 99, 103, 104, 107, 111]. Причем следует отметить отсутствие нейтральных реакций, а неспецифические реакции очень малочисленны.

Однако нефтехимическое, радиационное и некоторые типы смешанных загрязнений способны стимулировать увеличение радиального прироста, при этом эффекты видоспецифичны и зависят от возраста и жизненного состояния деревьев [6, 14, 16, 24, 36, 37, 47, 49, 50, 54, 67, 105, 107]. Предполагается, что угле-

Табл. 1

**Распределение публикаций, использованных в обзоре, по встречаемости в результатах исследований специфических, неспецифических и нейтральных адаптивных реакций дендрохронологических параметров и корневых систем в ответ на техногенное загрязнение**

Неспецифические реакции	Специфические реакции	Нейтральные реакции
<i>Дендрохронология</i>		
[50, 67]	[3, 8, 25, 33, 34, 36, 38, 39, 42–44, 48, 55, 62, 69, 73, 79, 81, 94, 95, 99, 101, 103, 104, 106, 111, 112]	
	[14, 16, 24, 36, 37, 49, 105, 107]	
	[6, 47]	
<i>Корневые системы</i>		
[2, 12, 18, 46]	[5, 13, 19, 31, 37, 57, 59, 76, 78, 80, 82, 83, 97]	[44, 58]
	[68]	

водороды в составе нефтехимического загрязнения могут действовать в качестве внекорневой подкормки на хвойные древесные виды, поскольку являются химическими аналогами естественного почвенного гумуса [49]. В настоящее время имеющиеся данные не позволяют сформировать единое мнение о влиянии хронического облучения на рост растений: одни исследователи указывают на ингибирование роста, другие отвергают какие-либо особенности в их действии, а третьи указывают на возможность позитивного действия относительно невысоких доз радиации [6]. Так, с одной стороны, в сосняках юга Нечерноземной зоны Европейской части России отмечено негативное влияние даже сравнительно малых доз радиации на радиальный прирост на следующий год после аварии на ЧАЭС [45]. С другой стороны, утверждается, что хроническая радиация при МЭД до 1,5 мР/ч не оказывает сильного ингибирующего действия на ростовые процессы, а зачастую вызывает их стимуляцию [14].

Промышленные выбросы изменяют, прежде всего, физико-химические свойства почвы, вызывая увеличение ее кислотности [60] или, наоборот, подщелачивание [91], нередко в условиях техногенеза имеют место уменьшение содержания минеральных веществ в почве [93, 100] и изменение микробиологического состава ризосферы [88, 89]. Наиболее чувствительными как к естественным, так и к антропогенным факторам являются поглощающие корни, тем не менее, загрязнение вызывает, как правило, существенное уменьшение корненасыщенности почвы всеми фракциями корней, как в условиях промышленных центров [5, 13, 19, 31, 37, 57, 59, 76, 97], так и в опытах с искусственным внесением токсикантов в среду [68, 78, 80, 82, 83]. Интересным является адаптивный механизм, когда при общем угнетении корневых систем или угнетении только отдельных корневых фракций наблюдается перераспределение во фракционном составе в пользу увеличения долей тех или иных корневых фракций [2, 5, 12, 18, 31, 44, 46, 58], а также эффект «избегания» наиболее загрязненных слоев почвенного профиля корневыми системами [13, 19, 57]. В одних

случаях наблюдается интенсивное накопление токсикантов в корнях [65, 97], а в других случаях – активное выделение корневых экссудатов, препятствующих проникновению токсикантов в растение [109].

Как и в случае с радиальным приростом, нефтехимическое загрязнение способно стимулировать увеличение корненасыщенности почвы у хвойных древесных видов [18, 46], однако для лиственных видов данный эффект носит видоспецифический характер [2, 12, 44, 58]. Но радиоактивное загрязнение наносит более значительное повреждение корневым системам, чем радиальному приросту [37].

Данный обзор показывает, что, как и в отношении морфологических и физиологических параметров, рассмотренных в предыдущих разделах, в отношении особенностей формирования радиального прироста и корневых систем древесных растений в условиях промышленного загрязнения также наблюдается адаптивный полиморфизм, направленный на множественное обеспечение биологически необходимых функций для сохранения гомеостаза и повышения толерантности к стрессовому фактору.

**Благодарности.** Работа выполнена по теме № АААА-А18-118022190103-0 «Адаптация древесных растений и трансформация лесных экосистем Южно-Уральского региона в контрастных природных и антропогенных условиях» в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00. В работе использована приборная база Центра коллективного пользования «Агидель» УФИЦ РАН.

**Финансирование.** Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-14-50218-Экспансия.

**Funding.** The reported study was funded by RFBR, project number 20-14-50218.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Соблюдение этических стандартов.** Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Алексеев АС. Колебания радиального прироста в древостоях при атмосферном загрязнении. Лесоведение. 1990;(2):82-6.
2. Аминева КЗ. Эколого-биологическая характеристика дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях техногенного загрязнения (на примере Уфимского промышленного центра) (диссертация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 2016.
3. Аминева КЗ, Уразгильдин РВ, Кулагин АЮ. Прирост стволовой древесины дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях техногенного загрязнения. Биосфера. 2014;6(4):388-99.
4. Антанайтис ВВ, Загреев ВВ. Прирост леса. М.: Лесная промышленность; 1981.
5. Ахмадуллин РШ, Зайцев ГА. Корненасыщенность почвы в насаждениях ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях нефтехимического загряз-



- нения Уфимского промышленного центра. Известия Уфимского научного центра РАН. 2013;(3):30-3.
6. Белов АА. Динамика радиального прироста сосны обыкновенной в насаждениях Брянской области, загрязненных радионуклидами (диссертация). М.: ФБУ ВНИИЛМ; 2017.
  7. Битвинскас ТТ. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеиздат; 1974.
  8. Бойко АА. Дендрэкологическая характеристика березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в условиях смешанного типа загрязнения окружающей среды (Уфимский промышленный центр) (диссертация). Оренбург: ГОУ ВПО ОГПУ; 2005.
  9. Борисова ОВ. Влияние аэротехногенного загрязнения на хвойные и лиственные древостои в Новгородской области (диссертация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 2009.
  10. Ваганов ЕА, Терсков ИА. О количественных закономерностях индивидуального роста деревьев. В кн.: Анализ динамики роста биологических объектов: Сборник статей. М.: Наука; 1978. С. 15-7.
  11. Ваганов ЕА, Шашкин АВ. Роль и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Издательство СО РАН; 2000.
  12. Васильева КА, Зайцев ГА, Кулагин АЮ. Особенности строения корневых систем клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в условиях нефтехимического загрязнения. Вестник Удмуртского университета. Серия 6: Биология. Науки о Земле. 2011;2:55-60.
  13. Веселкин ДВ. Освоение почвы корнями хвойных при загрязнении тяжелыми металлами. В кн.: Тезисы докладов научной конференции «Б.П. Колесников – выдающийся отечественный лесовод и эколог. К 90-летию со дня рождения». Екатеринбург; 1999. С. 19.
  14. Глазун ИН. Изменчивость хвойных растений в радиоактивно загрязненных насаждениях Брянского округа зоны широколиственных лесов (диссертация). Брянск: Брянская государственная инженерно-технологическая академия; 1998.
  15. Горячев ВМ, Карасева ЮВ. Анализ естественного и антропогенного воздействия на радиальный прирост сосны обыкновенной в лесопарковой зоне Екатеринбурга. В кн.: Тезисы докладов IV молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН; 1999. С. 48.
  16. Демьянов ВА, Китсинг ЛИ, Яришко ВТ. Влияние промышленного загрязнения на радиальный прирост *Larix Gmelinii* (Pinaceae). Известия РАН. Серия биологическая. 1996;(4):490-4.
  17. Еремин ВМ, Бойко ВИ. Анатомическое строение коры стебля некоторых видов семейства *Ericaceae*. Ботанический журнал. 1998; 83(8):1-15.
  18. Зайцев ГА. Особенности формирования корневых систем сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) в техногенных условиях Предуралья (Уфимский промышленный центр) (диссертация). Уфа: БашГУ; 2000.
  19. Зайцев ГА, Дубровина ОА, Логвинов КВ. Корневая система березы повислой в условиях загрязнения. В кн.: ЭКОБИОТЕХ 2019. Материалы VI Всероссийской конференции с международным участием; 2019. С. 140-3.
  20. Ильин СС. К методике изучения корневой системы растений. Ботанический журнал. 1961;46(10):1533-7.
  21. Калинин МИ. Корневедение: учебное пособие. Киев: Учебно-методический комплекс высшего образования; 1989.
  22. Качинский НА. Корневая система растений в почвах подзолистого типа. В кн.: Исследования в связи с водным и питательным режимом почв: Сборник научных трудов. Вып. 7. М.: МосХоз; 1925.
  23. Киселев ВН, Матюшевская ЕВ, Яротов АЕ, Митрахович ПА. Хвойные леса Беларуси в современных климатических условиях (дендроклиматический анализ). Минск: Право и экономика; 2010.
  24. Кладько ЮВ, Бенькова ВЕ. Радиальный рост древесных видов в условиях высокой антропогенной нагрузки г. Красноярска. Сибирский лесной журнал. 2018;(4):49-57.
  25. Козубов ГМ, Таскаев АИ, ред. Радиационное воздействие на хвойные леса в районе аварии на Чернобыльской АЭС. Сыктывкар: Коми Научный центр РАН; 1990.
  26. Колесников ВА. Методика изучения корневой системы древесных растений. 2-е издание. М.: Лесная промышленность; 1972.
  27. Комин ГЕ. К методике дендроклиматологических исследований. Труды Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. 1970;67:234-41.
  28. Красильников ПК. К вопросу о методике изучения корневых систем древесных пород при экспедиционных геоботанических исследованиях. Ботанический журнал. 1950;35(1):57-67.
  29. Красильников ПК. Классификация корневых систем деревьев и кустарников. Лесоведение. 1970;(3):35-44.

30. Красильников ПК. Методика полевого изучения подземных частей растений (с учетом специфики ресурсоведческих исследований). Л.: Наука; 1983.
31. Кулагин АА, Зайцев ГА. Лиственница Сукачева в экстремальных лесорастительных условиях Южного Урала. М.: Наука; 2008.
32. Кучеров СЕ, Мулдашев АА. Особенности радиального прироста дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на хребте Каратау (Южный Урал). Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. 2011;(1):95-6.
33. Кучеров СЕ. Характеристика радиального прироста дуба в лесных насаждениях г. Уфы. В кн.: Дендрэкология: техногенез и вопросы лесовосстановления. Уфа: Гилем; 1996. С. 65-79.
34. Кучеров СЕ, Мулдашев АА. Радиальный прирост сосны обыкновенной в районе Карабашского медеплавильного комбината. Лесоведение. 2003;(2):43-9.
35. Ловелиус НВ. Изменчивость прироста деревьев. Л.: Наука; 1979.
36. Матвеев СМ, Акулов ВВ. Динамика состояния сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) вдоль пригородных автотрасс г. Воронежа 1991–2007 гг. Вестник Томского государственного университета. 2012;(364):212-8.
37. Мусаев ЕК. Реакция прироста и структуры годичных колец сосны (*Pinus sylvestris* L.) на радиоактивное воздействие в районе Чернобыльской АЭС (диссертация). Красноярск: Институт леса им. ВН Сукачева Сибирского отделения РАН; 1995.
38. Мюльгаузен ДС, Панкратова ЛА. Влияние аэротехногенного загрязнения на радиальный прирост сосны обыкновенной на Кольском севере. Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Науки о Земле. 2016;4:124-33.
39. Неверова ОА. Морфометрическая и дендрохронологическая диагностика состояния древесных насаждений как способ индикации загрязнения урбанизированной среды. Успехи современного естествознания. Биологические науки. 2002;(1):57-64.
40. Николаева СА, Савчук ДА. Комплексный подход и методика реконструкции роста и развития деревьев и лесных сообществ. Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009;(2):111-25.
41. Пастернак ПС, Приступа ГК, Мазепа ВГ. Влияние промышленных эмиссий на радиальный прирост сосны. Лесовод и агролесомелиоратор. 1985;(70):16-9.
42. Пастернак ПС, Молотков ПИ, Кучма НД, Подкур ПП. Лесоводственно-экологические последствия загрязнения лесов аварийными выбросами. В кн.: Чернобыль-88. Доклады 1 Всесоюзного научно-технического совещания по итогам ликвидации последствий аварии на Чернобыльской АЭС. Т. 3. Ч. 2. Чернобыль; 1989. С. 36-60.
43. Рыбаков ДС. Биогеохимическая оценка экологического риска на примере *Pinus sylvestris* L. Принципы экологии. 2016;(2):70-83.
44. Сейдафаров РА. Эколого-биологические особенности липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в условиях техногенного загрязнения (на примере Уфимского промышленного центра) (диссертация). Уфа: ИБ УНЦ РАН; 2009.
45. Скок АВ. Изменчивость репродуктивных и ростовых процессов сосны обыкновенной в различных зонах хронического радиоактивного загрязнения ЧАЭС Южного Нечерноземья РФ (диссертация). Брянск: Брянский государственный университет им. акад. ИГ Петровского; 2005.
46. Скотников ДВ. Дендрэкологическая характеристика ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях нефтехимического загрязнения (Уфимский промышленный центр) (диссертация). Уфа: ИБ УНЦ РАН; 2007.
47. Стравинскене ВП. Изменение радиального прироста деревьев в зоне действия промышленного загрязнения. Лесное хозяйство. 1987;(5):34-6.
48. Таранков ВИ, Матвеев СМ. Радиальный прирост древостоев сосны обыкновенной в зоне действия промышленного загрязнения. Лесной журнал. 1994;(4):48-51.
49. Уразильдин РВ, Полякова ГР, Аминова КЗ, Галиахметов РД, Кулагин АЮ. Прирост ствольной древесины сосны обыкновенной, ели сибирской и лиственницы Сукачева в условиях промышленного загрязнения. Бюллетень московского общества испытателей природы. Отделение Биологическое. 2018;123 (2):45-61.
50. Чжан СА, Рунова ЕМ, Пузанова ОА, Чжан ЛА. Изменение радиального прироста сосны обыкновенной в зоне длительного воздействия промышленного загрязнения. Хвойные бореальной зоны. 2011;29(3-4):304-8.
51. Чжан СА, Пузанова ОА, Чжан ЛА. Изменение радиального прироста сосны обыкновенной в зоне длительного воздействия промышленного загрязнения. Актуальные проблемы лесного комплекса. 2013;35:28-32.
52. Шалыт МС. Методика изучения морфологии и экологии подземных частей отдельных растений и растительных сообществ. В кн.: Полевая

- геоботаника. Т. II. М.-Л.: Издательство Академии наук СССР; 1960. С. 369-447.
53. Шиятов СГ, Мазепа ВС. Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев в высокогорьях Урала. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1992;(14):125-34.
  54. Щетинкин СВ, Щетинкина НА. Особенности динамики радиального прироста дуба черешчатого в условиях радиоактивного загрязнения лесов центральной лесостепи. Лесотехнический журнал. 2014;(3):130-9.
  55. Ярмишко ВТ, Лянгузова ИВ, Лянгузов АЮ. Изменение годичного прироста стволов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) при снижении аэротехногенного загрязнения. Растительные ресурсы. 2017;(53):527-42.
  56. Ярмишко ВТ. Методы изучения подземных частей растений. В кн.: Методы изучения лесных сообществ. СПб.: Издательство НИИХимии СПбГУ; 2002. С. 139-53.
  57. Ярмишко ВТ. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: Издательство НИИХимии СПбГУ; 1997.
  58. Яшин ДА, Зайцев ГА, Зиятдинова КЗ, Уразгильдин РВ. Особенности строения корневых систем березы повислой в условиях нефтехимического загрязнения. Известия Самарского научного центра РАН. 2012;14:1581-3.
  7. Bitvinskas TT. Dendroclimaticheskiye Issledovaniya. [Dendroclimatic Studies]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1974. (In Russ.)
  8. Boyko AA. [Dendroecological Characteristics of Birch (*Betula pendula* Roth.) under Conditions of Mixed Type of Environmental Pollution in Ufa Industrial Center (dissertation)]. Orenburg: GOU VPO OGPU; 2005. (In Russ.)
  9. Borisova OV. [Impact of Aerotechnogenic Contamination on Coniferous and Deciduous Forest Stands in Novgorod Region (dissertation)]. Togliatti: IEVB RAN; 2009. (In Russ.)
  10. Vaganov YeA, Terskov IA. [On quantitative regularities of individual growth of trees]. In: Analiz Dinamiki Rosta Biologicheskikh Obyektov: Sbornik Statey. Moscow: Nauka; 1978. P. 15-7. (In Russ.)
  11. Vaganov YeA, Shashkin AV. Rol' i Struktura Godichnykh Kolets Khvoynykh. [Role and Structure of Annual Rings of Coniferous]. Novosibirsk: Izdatelstvo SO RAN; 2000. (In Russ.)
  12. Vasilyeva KA, Zaytsev GA, Kulagin AYu. [Structure peculiarities of Norway maple root systems (*Acer platanoides* L.) under conditions of petrochemical contamination]. Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Seriya 6: Biologiya Nauki o Zemle. 2011;2:55-60. (In Russ.)
  13. Veselkin DV. [Soil conversion by coniferous roots upon contamination with heavy metals]. In: Tezisy Dokladov Nauchnoy Konferentsii «B. P. Kolesnikov – Vydayushchiysya Otechestvennyi Lesovod i Ekolog. K 90-Letiye so Dnya Rozhdeniya». Yekaterinburg: 1999. P. 19. (In Russ.)
  14. Glazun IN. [Variability of Coniferous Plants in Radioactively Contaminated Plantations of the Bryansk District of the Broad-Leaved Forests Zone (dissertation)]. Bryansk: Bryanskaya Gosudarstvennaya Inzhenerno-Tekhnologicheskaya Akademiya; 1998. (In Russ.)
  15. Goryachev VM, Karaseva YuV. [Analysis of the natural and anthropogenic impact on the radial increment of pine in the forest park zone of Yekaterinburg]. In: Tezisy Dokladov IV Molodezhnoy Nauchnoy Konferentsii «Aktualnye Problemy Biologii i Ekologii». Syktyvkar: Komi NTS UrO RAN; 1999. P. 48. (In Russ.)
  16. Demyanov VA, Kitsing LI, Yarmishko VT. [Effect of industrial contamination on radial increment of *Larix Gmelinii* (Pinaceae)]. Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya. 1996;(4):490-4. (In Russ.)
  17. Yeremin VM, Boyko VI. [The anatomical structure of the bark of the stem of some species of the *Ericaceae* family]. Botanicheskiy Zhurnal. 1998;83(8):1-15. (In Russ.)
  18. Zaytsev GA. [Characteristics of the formation of root systems of pine (*Pinus sylvestris* L.) and larch
- Общий список литературы/Reference List**
1. Alekseyev AS. [Fluctuations in radial increment in forest stands upon atmospheric pollution]. Lesovedeniye. 1990;(2):82-6. (In Russ.)
  2. Amineva KZ. [Ecological and Biological Characteristics of Oak (*Quercus robur* L.) in Conditions of Technogenic Pollution Exemplified with Ufa Industrial Center (dissertation)]. Togliatti: IEVB RAN; 2016. (In Russ.)
  3. Amineva KZ, Urazgildin RV, Kulagin AYu. [Radial increment of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) stem wood under anthropogenic pollution]. Biosfera. 2014;6(4):388-99. (In Russ.)
  4. Antanaytis VV, Zagreyev VV. Prirost Lesa. [Forest Increment]. Moscow: Lesnaya Promyshlennost; 1981. (In Russ.)
  5. Akhmadullin RSh, Zaytsev GA. [Root saturation of soil in plantations of white willow (*Salix alba* L.) under the conditions of petrochemical pollution of Ufa industrial center]. Izvestiya Ufmskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 2013;(3):30-3. (In Russ.)
  6. Belov AA. [Dynamics of Radial Increment of Pine in Plantations of Bryansk Region Contaminated with Radionuclides (dissertation)]. Moscow: FBU VNIILM; 2017. (In Russ.)



- (*Larix sukaczewii* Dyl.) in the technogenic conditions of Ufa Industrial Center in Cis-Urals (dissertation)]. Ufa: BashGU; 2000. (In Russ.)
19. Zaytsev GA, Dubrovina OA, Logvinov KV. [The root system of birch in conditions of pollution]. In: EKOBIOOTEKH 2019. Materialy VI Vserossiyskoy Konferentsii s Mezhdunarodnym Uchastiyem; 2019. P. 140-3. (In Russ.)
  20. Ilyin SS. [On the methodology of studying the root system of plants]. Botanicheskiy Zhurnal. 1961;46(10):1533-7. (In Russ.)
  21. Kalinin MI. Kornevedeniye: Uchebnoye Posobiye. [Roots Science: A Tutorial]. Kiev: Uchebno-Metodicheskiy Kompleks Vysshego Obrazovaniya; 1989. (In Russ.)
  22. Kachinskiy NA. [The root system of plants in soils of the podzolic type]. In: Issledovaniya v Svyazi s Vodnym i Pitatelnyim Rezhimom Pochv: Sbornik Nauchnykh Trudov. Vyp. 7. Moscow: MosKhoz; 1925. (In Russ.)
  23. Kiselev VN, Matyushevskaya YeV, Yarotov AYe, Mitrakhovich PA. Khvoynye Lesa Belarusi v Sovremennykh Klimaticheskikh Usloviyakh (Dendroklimaticheskii Analiz). [Coniferous Forests of Belarus in Modern Climatic Conditions (Dendroclimatic Analysis)]. Minsk: Pravo i ekonomika; 2010. (In Russ.)
  24. Kladko YuV, Benkova VE. [Radial growth of tree species in conditions of high anthropogenic load in Krasnoyarsk city]. Sibirskiy Lesnoy Zhurnal. 2018;(4):49-57. (In Russ.)
  25. Kozubov GM, Taskayev AI, editors. Radiatsionnoye Vozdeystviye na Khvoynye Lesa v Rayone Avarii na Chernobylskoy AES. [Radiation Effects on Coniferous Forests in the Accident Area of Chernobyl NPP]. Syktyvkar: Komi Nauchnyy Tsentr RAN; 1990. (In Russ.)
  26. Kolesnikov VA. Metodika Izucheniya Kornevoyo Sistemy Drevesnykh Rasteniy. [Methodology of Studying the Root System of Woody Plants. 2nd Edition]. Moscow: Lesnaya Promyshlennost; 1972. (In Russ.)
  27. Komin GE. [On the methodology of dendroclimatological studies]. Trudy Instituta Ekologii Rasteniy i Zhivotnykh Uralskogo Filiala AN SSSR. 1970;67:234-41. (In Russ.)
  28. Krasilnikov PK. [On the issue of methodology of root systems study of tree species in expeditionary geobotanical research]. Botanicheskiy Zhurnal. 1950;35(1):57-67. (In Russ.)
  29. Krasilnikov PK. [Classification of root systems of trees and shrubs]. Lesovedeniye. 1970;(3):35-44. (In Russ.)
  30. Krasilnikov PK. Metodika Polevogo Izucheniya Podzemnykh Chastey Rasteniy (s Uchetom Spetsifiki Resursovedcheskikh Issledovaniy). [Methodology of Field Study of Underground Parts of Plants (with Account for the Specifics of Resource Research)]. Leningrad: Nauka; 1983. (In Russ.)
  31. Kulagin AA, Zaytsev GA. Listvennitza Sukacheva v Ekstremalmykh Lesorastitelnykh Usloviyakh Yuzhnogo Urala. [Larch in Extreme Forest Conditions of the Southern Urals]. Moscow: Nauka; 2008. (In Russ.)
  32. Kucherov SE, Muldashev AA. [Features of radial increment of oak (*Quercus robur* L.) on the Karatau ridge (Southern Urals)]. Vestnik Voronezhskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya Geografiya Geoekologiya 2011;(1):95-6. (In Russ.)
  33. Kucherov SE. [Characteristic of radial growth of oak in forest plantations of Ufa]. In: Dendroekologiya: Tekhnogenez i Voprosy Lesovosstanovleniya. Ufa: Gilem; 1996. P. 65-79. (In Russ.)
  34. Kucherov SE, Muldashev AA. [Radial growth of pine in the area of the Karabash copper smelting plant]. Lesovedeniye. 2003;(2):43-9. (In Russ.)
  35. Lovelius NV. Izmenchivost' Prirosta Rasteniy. [Variability in Trees Increment]. Leningrad: Nauka; 1979. (In Russ.)
  36. Matveyev SM, Akulov VV. [Dynamics of pine (*Pinus sylvestris* L.) state along the suburban highways of Voronezh city in 1991–2007]. Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. 2012;(364):212-8. (In Russ.)
  37. Musayev YeK. [Reaction of Increment and Structure of Annual Rings of Pine (*Pinus sylvestris* L.) to Radioactive Effects in the Chernobyl NPP Area (dissertation)]. Krasnoyarsk: Institut Lesa Imeni VN Sukacheva Sibirskogo Otdeleniya RAN; 1995. (In Russ.)
  38. Myulgauzen DS, Pankratova LA. [The effect of aerotechnogenic pollution on the radial increment of pine in the Kola North]. Vestnik Sankt-Petersburgskogo Gosudarstvennogo Universiteta Nauki o Zemle. 2016;4:124-33. (In Russ.)
  39. Neverova OA. [Morphometric and dendrochronological diagnostics of the state of woody plantations as a method of indicating pollution of the urbanized environment]. Uspekhi Sovremennogo Yestestvoznaniya. Biologicheskiye Nauki. 2002;(1):57-64. (In Russ.)
  40. Nikolayeva SA, Savchuk DA. [Integrated approach and methodology for reconstruction of growth and development of trees and forest communities]. Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta Biologiya. 2009;(2):111-25. (In Russ.)
  41. Pasternak PS, Pristupa GK, Mazepa VG. [Effect of industrial emissions on pine radial increment]. Lesovod i Agrolesomeliator. 1985;(70):16-9. (In Russ.)

42. Pasternak PS, Molotkov PI, Kuchma ND, Podkur PP. [Forest and ecological consequences of pollution of forests by accidental emissions]. In: Chernobyl-88. Doklady 1 Vsesoyuznogo Nauchno-Tekhnicheskogo Soveshchaniya po Itogam Likvidatsii Posledstviy Avarii na Chernobylskoy AES. T. 3. CH. 2. Chernobyl; 1989. P. 36-60. (In Russ.)
43. Rybakov DS. [Biogeochemical assessment of ecological risk on the example of *Pinus sylvestris* L]. Printsipy Ekologii. 2016;(2):70-83. (In Russ.)
44. Seydafariyov RA. [Ecological and biological features of lime (*Tilia cordata* Mill.) in conditions of technogenic pollution exemplified with Ufa Industrial Center] (dissertation). Ufa: IB UNTS RAN; 2009. (In Russ.)
45. Skok AV. [Variability of Reproductive and Growth Processes of Pine in Various Zones of Chronic Radioactive Contamination of ChNPP of the Southern Non-Black Earth Region of the RF (dissertation)]. Bryansk: Bryanskiy Gosudarstvennyi Universitet Imeni Akademika IG Petrovskogo; 2005. (In Russ.)
46. Skotnikov DV. [Dendroecological Characteristic of Siberian Spruce (*Picea obovata* Ledeb.) inder Conditions of Petrochemical P in Ufa Industrial Center (dissertation)]. Ufa: IB UNTS RAN; 2007. (In Russ.)
47. Stravinskene VP. [Change in the radial increment of trees in the area of industrial pollution impact]. Lesnoye Khoziaystvo. 1987;(5):34-6. (In Russ.)
48. Tarankov VI, Matveyev SM. [Radial increment of pine tree stands in the area of industrial pollution impact]. Lesnoy Zhurnal. 1994;(4):48-51. (In Russ.)
49. Urazgildin RV, Polyakova GR, Amineva KZ, Galiakhmetov RD, Kulagin AYu. [The increment of trunk wood of pine, spruce and larch in conditions of industrial pollution]. Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody Otdeleniye Biologicheskoye. 2018;123(2):45-61. (In Russ.)
50. Chzhan SA, Runova YeM, Puzanova OA, Chzhan LA. [Changes in radial increment of pine in zone of long-term impact of industrial pollution]. Khvoynye Borealnoy Zony. 2011;29(3-4):304-8. (In Russ.)
51. Chzhan SA, Puzanova OA, Cpzhan LA. [Change in radial increment of pine in zone of long-term impact of industrial pollution]. Aktualnyye Problemy Lesnogo Kompleksa. 2013;35:28-32. (In Russ.)
52. Shalyt MS. [Methodology for the study of morphology and ecology of underground parts of individual plants and plant communities]. In: Poleyaya Geobotanika. T. II. Moscow-Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1960. P. 369-447. (In Russ.)
53. Shiyatov SG, Mazepa VS. [The influence of climatic factors on the radial increment of trees in the highlands of the Urals]. Problemy Ekologicheskogo Monitoringa i Modelirovaniya Ekosistem. 1992;(14):125-34. (In Russ.)
54. Shchetinkin SV, Shchetinkina NA. [Characteristics of dynamics of radial increment of oak under conditions of radioactive contamination of forests of the central forest-steppe]. Lesotekhnicheskii Zhurnal. 2014;(3):130-9. (In Russ.)
55. Yarmishko VT, Lyanguzova IV, Lyanguzov AYu. [Changes in the annual increment in *Pinus sylvestris* (Pinaceae) trunks upon a decrease in aerotechnogenic pollution]. Rastitelnye Resursy. 2017;(53):527-42. (In Russ.)
56. Yarmishko VT. [Methods of studying the underground parts of plants]. In: Metody Izucheniya Lesnykh Soobshchestv. Saint Petersburg: Izdatelstvo NIIKhimii SPbGU; 2002. P. 139-53. (In Russ.)
57. Yarmishko VT. Sosna Obyknovennaya i Atmosfernoye Zagriazneniye na Yevropeyskom Severe. [Pine and Atmospheric Pollution in the European North]. Saint Petersburg: Izdatelstvo NIIKhimii SPbGU; 1997. (In Russ.)
58. Yashin DA, Zaytsev GA, Ziyatdinova KZ, Urazgildin RV. [Characteristics of the structure of the root systems of birch under conditions of petrochemical pollution]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 2012;14(1):1581-3. (In Russ.)
59. Albrechtová P, Mauer O, Gebauer R, Hurt V, Kacálek D. A comparative study of above- and below-ground parameters of healthy and declining young Norway spruce trees in a mountain area affected by air pollution. Scand J Forest Res. 2017;32:481-7.
60. Baker DE, Chesin L. Chemical monitoring of soil for environmental quality animal and health. Adv Agronomy. 1975;27:306-66.
61. Barley KP. Influence of soil strength on growth of roots. Soil Sci. 1963;(96):175-80.
62. Barniak J, Krąpiec M. The tree-ring method of estimation of the effect of industrial pollution on pine (*Pinus sylvestris* L.) tree stands in the northern part of the Sandomierz Basin (SE Poland). Water Air Soil Pollut. 2016;227(5):166.
63. Bauch J, Schroder W. Biological alterations in stem and root fir and spruce due to pollution influence. Forest Central Blatt. 1982;(1):195-206.
64. Bengtsson B. Influence of aluminium and nitrogen on uptake and distribution of minerals in beech roots (*Fagus sylvatica*). Vegetatio. 1992;(1):35-41.
65. Brunner I, Luster J, Günthardt-Goerg MS, Frey B. Heavy metal accumulation and phytostabilisation potential of tree fine roots in a contaminated soil. Environ Pollut. 2008;152:559-68.

66. Carnol M, Cudlin P, Ineson P. Impacts of  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  deposition on Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) roots. *Water Air Soil Pollut.* 1999;(1-2):11-120.
67. Chandorkar KR, Demgler NG. Effect of low level continuous gamma irradiation on vascular cambium activity in scotch pine *Pinus sylvestris* L. *Environ Exp Bot.* 1987;27(2):165-75.
68. Cudlín P, Kieliszewska-Rojucka B, Rudawska M, Grebenc T, Alberton O, Lehto T, Bakker MR, Børja I, Konôpka B, Leski T. Fine roots and ectomycorrhizas as indicators of environmental change. *Plant Biosystems.* 2007;141:406-25.
69. Danek M. The influence of industry on Scots Pine stands in the south-eastern part of the Silesia-Krakow Upland (Poland) on the basis of dendrochronological analysis. *Water Air Soil Pollut.* 2007;185:265-77.
70. Duszyński F. The record of air pollution in tree rings. *Przegląd Geograficzny.* 2014;86(3):317-38.
71. Elling W, Dittmar C, Pfaffelmoser K, Rötzer T. Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecol Manag.* 2009;257:1175-87.
72. Ferretti M, Innes JL, Jalkanen R, Saurer M, Schäffer J, Spiecker H, Von Wilpert K. Air pollution and environmental chemistry – what role for tree-ring studies? *Dendrochronologia.* 2002;20(1-2):159-74.
73. Godek M, Sobik M, Błaś M, Polkowska Ż, Owczarek P, Bokwa A. Tree rings as an indicator of atmospheric pollutant deposition to subalpine spruce forests in the Sudetes (Southern Poland). *Atmos Res.* 2015;151:259-68.
74. Goodman AM, Ennos AR. Responses of the root systems of sunflower and maize to unidirectional stem flexure. *Ann Bot.* 1998;(82):347-58.
75. Gorissen BA, Joosten NN, Jansen AE. Effects of ozone and ammonium sulphate on carbon partitioning to mycorrhizal roots of juvenile Douglas fir. *New Phytologist.* 1991;(1):243-50.
76. Helmisaari HS, Makkonen K, Olsson M, Viksna A, Mälikönen E. Fine-root growth, mortality and heavy metal concentrations in limed and fertilized *Pinus sylvestris* (L.) stands in the vicinity of a Cu-Ni smelter in SW Finland. *Plant Soil.* 1999;209:193-200.
77. Innes JL, Cook ER. Tree-ring analysis as an aid to evaluating the effects of pollution on tree growth. *Can J Forest Res.* 1989;19:1174-89.
78. Kahle H. Response of roots of trees to heavy metals. *Environ Exp Bot.* 1993;33:99-119.
79. Kuang YW, Sun FF, Wen DZ, Zhou GY, Zhao P. Tree-ring growth patterns of Masson pine (*Pinus massoniana* L.) during the recent decades in the acidification Pearl River Delta of China. *Forest Ecol Manag.* 2008;255:3534-40.
80. Li P, Yin R, Shang B, Agathokleous E, Zhou H, Feng Z. Interactive effects of ozone exposure and nitrogen addition on tree root traits and biomass allocation pattern: An experimental case study and a literature meta-analysis. *Sci Tot Environ.* 2020;(710):136379.
81. Łuszczynska K, Wistuba M, Malik I. Reductions in tree-ring widths of silver fir (*Abies alba* Mill.) as an indicator of air pollution in southern Poland. *Environ Socio-Econ Stud.* 2018;6(3):44-51.
82. Lux A, Šottníková A, Opatrná J, Greger M. Differences in structure of adventitious roots in *Salix* clones with contrasting characteristics of cadmium accumulation and sensitivity. *Physiol Plantarum.* 2004;120:537-45.
83. Lux A, Martinka M, Vaculik M, White PJ. Root responses to cadmium in the rhizosphere: A review. *J Exp Bot.* 2011;62:21-37.
84. Malik I, Danek M, Marchwińska-Wyrwał E, Danek T, Wistuba M, Krapiec M. Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) growth suppression and adverse effects on human health due to air pollution in the Upper Silesian Industrial District (USID), Southern Poland. *Water Air Soil Pollut.* 2012;223:3345-64.
85. Mauer O, Palátová E. The role of root system in silver birch (*Betula pendula* Roth.) dieback in the air-polluted area of Krusne Hory Mts. *J Forest Sci.* 2003;(5):191-9.
86. McLaughlin SB, Shortle WC, Smith KT. Dendroecological applications in air pollution and environmental chemistry: research needs. *Dendrochronologia.* 2002;20(1-2):133-57.
87. Murach D. Die reaktion der Feinwurzeln von Fichten (*Picea abies* (L.) H.Karst.) auf zunehmende Bodenversauerung. *Göttinger Bodenkundliche.* 1984;7:1-126.
88. Newman EI, Andrews RE. Uptake of phosphorus and potassium in relation to root growth and root density. *Plant Soil.* 1973;38(1):49-69.
89. Newman GS, Hart SC. Nutrient covariance between forest foliage and fine root. *Forest Ecol Manag.* 2006;(2-3):136-41.
90. Nováková T, Navrátil T, Demers JD, Roll M, Rohovec J. Contrasting tree ring Hg records in two conifer species: Multi-site evidence of species-specific radial translocation effects in Scots pine versus European larch. *Sci Tot Environ.* 2021;(762):144022.
91. Nyborg M, Crepin J, Hocking D, Baker J. Effect of sulphur dioxide on precipitation and on the sulphur content and acidity of soils in Alberta, Canada. In: *Proceedings of the first international*



- symposium on «Acid Precipitation and the Forest Ecosystem». Columbus: Ohio State University; 1975. P. 767-78.
92. Onderdonk JJ, Ketcheson JW. Effect of soil temperature on direction of corn root growth. *Plant Soil*. 1973;39(1):177-86.
  93. Paavilainen E. The effect of fertilisation on the root systems of swamp pine stands. *Folia Forest Polonica*. 1967;(31):1-9.
  94. 94. analysis of the growth and growth-climate relationships of conifers in the region of alkaline dust deposition. *Forest Ecol Manag*. 2011;(262):88-94.
  95. Perone A, Coccozza C, Cherubini P, Bachmann O, Guillong M, Lasserre B, Marchetti M, Tognetti R. Oak tree-rings record spatial-temporal pollution trends from different sources in Terni (Central Italy). *Environ Pollut*. 2018;233:278-89.
  96. Persson H, Majdi H. Effects of acid deposition on tree roots in Swedish forest stands. *Water Air Soil Pollut*. 1995;85:1287-92.
  97. Puhe J. Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – a review. *Forest Ecol Manag*. 2003;175:253-73.
  98. Rezeszki SR. Root responses of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil redox conditions. *Trees*. 1991;5(3):180-6.
  99. Rutkiewicz P, Malik I. Spruce tree-ring reductions in relation to air pollution and human diseases a case study from Southern Poland. *Environ Socio-Econ Stud*. 2018;6(2):22-8.
  100. Safford LO. Seasonal variation in the growth and nutrient content of yellow-birch replacement roots. *Plant Soil*. 1976;44(2):439-44.
  101. Schekalev RV, Martynyuk AA, Melekhov VI. Variability Properties of *Pinus sylvestris* L. Wood in Growing Stock under Technogenic Impact. *Russ Forestry J*. 2020;(4):113-22.
  102. Scmitt U, Grunwald C, Eckstein D. Xylem structure in pine trees crown near the Chernobyl nuclear power plant. Ukraine. *IAWA J*. 2000;21(4):379-87.
  103. Sensuła B, Opała M, Wilczyński S, Pawełczyk S. Long- and short-term incremental response of *Pinus sylvestris* L. from industrial area nearby steelworks in Silesian Upland, Poland. *Dendrochronologia*. 2015;36:1-12.
  104. Sensuła B, Wilczyński S, Monin L, Allan M, Pazdur A, Fagel N. Variations of tree ring width and chemical composition of wood of pine growing in the area nearby chemical factories. *Geochronometria*. 2017;44:226-39.
  105. Skuterud L, Goltsova NI, Naeumann R, Sikkeland T, Lindmo T. Histological changes in *Pinus sylvestris* L. in the proximal-zone around the Chernobyl Power. *Plant Sci Environ*. 1994;157:387-97.
  106. Song YJ, Kim YD, Choi KR. Estimation of the effects of air pollutants on tree ring growth in black pines (*Pinus thunbergii*). *J Ecol Environ*. 2009;32(2):109-13.
  107. Stravinskiene V, Bartkevicius E, Plausinyte E. Dendrochronological research of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) radial growth in vicinity of industrial pollution. *Dendrochronologia*. 2013;31:179-86.
  108. Wallander H, Nylund JE. Effects of excess nitrogen on carbohydrate and mycorrhizal development of *Pinus sylvestris* L. seedlings. *New Phytologist*. 1991;(3):405-11.
  109. Wang J, Farooq TH, Aslam A, Shakoor A, Chen X, Yan W. Non-targeted metabolomics reveal the impact of phenanthrene stress on root exudates of ten urban greening tree species. *Environ Res*. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.110370>
  110. Warnaars BC, Eavis BW. Soil physical conditions affecting seedling root growth. *Plant Soil*. 1972;(36):613-22.
  111. Wertz B. Dendrochronological evaluation of the impact of industrial imissions on main coniferous species in the Kielce Upland. *Sylwan*. 2012;156(5):379-90.
  112. Woodwell GM, Miller LN. Chronic gamma radiation affects the distribution of radial increment in *Pinus rigida* stems. *Science*. 1963;139:222-3.