

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 582.475-143:581.557.24-114.3(1-924.82)

**СТРУКТУРА И РОСТ МИКОРИЗНЫХ КОРНЕВЫХ ОКОНЧАНИЙ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ**

© 2011 г. Т. А. Сизоненко, С. В. Загирова

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: tvorognikova@ib.komisc.ru
Поступила в редакцию 12.05.2010 г.*

Изучали рост и анатомическую структуру микоризных корневых окончаний сосны обыкновенной в хвойных сообществах средней тайги. Сосна характеризуется образованием микоризных корней с 12 подтипами грибных чехлов, частота встречаемости которых меняется в подстилке в течение сезона. Активное формирование микоризных корней происходит в середине июня–начале июля. В сосняке чернично-сфагновом период роста корневых окончаний сосны несколько короче, чем в хвойно-лиственном насаждении.

Средняя тайга, сосна обыкновенная, эктомикориза, структура, рост.

Эктомикоризы играют ключевую роль в круговороте веществ и энергии в лесных экосистемах бореальной зоны. Мутуалистические отношения грибов и растений, образующих эктомикоризы, обеспечивают взаимную выгоду обоим партнерам [20]. Изучена экология, физиология и анатомия эктомикориз у многих видов древесных растений, произрастающих в Европе, Северной Америке и Австралии [17, 18, 19, 20]. В России результаты исследований микоризообразования у сосны представлены в некоторых публикациях [2, 5, 6, 9, 11]. Ранее нами проведены детальные исследования роста и динамики анатомической структуры микоризных корневых окончаний ели сибирской [13], произрастающей в средней тайге. Цель настоящей работы заключалась в характеристике морфо-анатомической структуры и роста эктомикоризных корневых окончаний сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. на европейском северо-востоке России.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Основной материал собран в 2008–2009 гг. на территории Ляльского заказника Княжпогостского р-на Республики Коми, расположенного в подзоне средней тайги (62°17' с.ш., 50°40' в.д.) в сосняке чернично-сфагновом и хвойно-лиственном насаждении. Хвойно-лиственное насаждение сформировано на типичной подзолистой, а сосняк чернично-сфагновый – на подзолисто-

торфянисто-глеевой иллювиально-железистой почве. Характеристика древостоев этих фитоценозов дана в табл. 1. Единовременные сборы эктомикориз проводили в сосняках лишайниковом и бруснично-зеленомошном, а также на верховом болоте (табл. 1).

Сезонные наблюдения за ростом эктомикоризных корневых окончаний сосны проводили в лесной подстилке сосняка чернично-сфагнового и хвойно-лиственного насаждения на одних и тех же корневых окончаниях сосны в шести повторностях для каждого фитоценоза. Фиксировались изменения в линейных размерах, происходящие с мая по октябрь, в соответствии с методикой А.Я. Орлова [6].

Для морфо-анатомического описания микоризных корневых окончаний сосны отбирали в лесной подстилке в 4–6 точках каждого фитоценоза и фиксировали в 70%-м спирте. Классификацию микориз проводили по таким внешним признакам, как цвет чехла, характер поверхностных гифальных образований, способ ветвления. Плотность микориз рассчитывали как число микоризных окончаний на единицу длины несущего корня [9]. Анатомические срезы толщиной 8–10 мкм готовили на вибрационном микротоме для мягких тканей [12] и просматривали без окрашивания. Для численных измерений диаметра эктомикориз и толщины микоризных чехлов на поперечных срезах использовали микроскоп “Axiovert 200 M”

Таблица 1. Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев хвойных фитоценозов

Сообщество	Состав	Полнота	Бонитет	Возраст	Высота, м	Диаметр, см
Сосняк лишайниковый	10С	0.7	V	120	16	18
Сосняк бруснично-зелено-мошный	10С+Е	0.6	V	120	15	20
Сосняк чернично-сфагновый*	9С1Б+Е	0.53	II	33–72	13	9.5
Хвойно-лиственное насаждение**	4Е3С2Ос1Б ед.Пх	1.11	III	70-90	20	21

* Описание сообщества см. [10]. ** Описание сообщества см. [1].

Таблица 2. Температура и влажность лесной подстилки в сосняке чернично-сфагновом в 2008–2009 гг.

Период исследования	Объемная влажность, %		Температура, °С	
	2008 г.	2009 г.	2008 г.	2009 г.
Май	–	23.9	–	5.3
Июнь	–	24.5	–	11.4
Июль	1.9	22.1	15.1	13.1
Август	8.2	15.6	12.3	11.3
Сентябрь	19.9	17.2	7.7	10.4
Октябрь	21.0	–	5.5	–

(Carl Zeiss, Германия) и окуляр-микрометр со шкалой измерения 0.01 мм. При описании типа грибного чехла, его структуры и плотности микориз использовали классификацию И.А. Селиванова [9].

В течение сезона температуру и влажность в лесной подстилке сосняка чернично-сфагнового регистрировали логгерами “НОВО Micro Station” (США). В июле 2008 г. температура в лесной подстилке была выше, а влажность ниже, чем в 2009 г. Сентябрь в 2008 г. был более теплым и сухим, чем в 2009 г. Минимальные значения температуры подстилки были зафиксированы в мае и октябре (табл. 2).

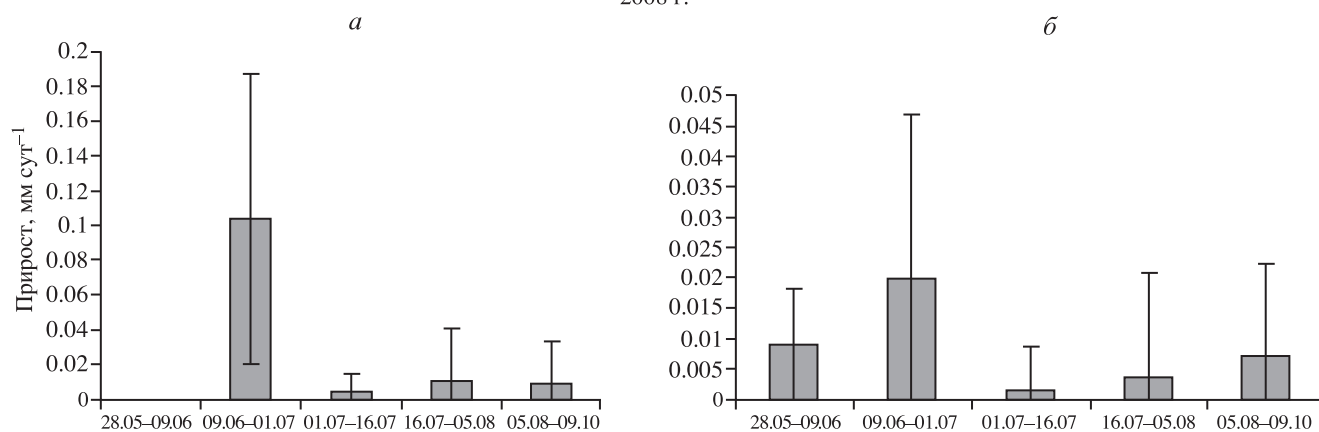
РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сосна обыкновенная является облигатно микотрофным видом, способным формировать микоризу во всех горизонтах почвы, однако 40–70% общей длины корней располагается в верхнем 10-сантиметровом слое [15]. Интенсивность роста микоризных корневых окончаний у сосны менялась в течение сезона. В мае 2008 г. рост корневых окончаний в хвойно-лиственном насаждении не наблюдался. Начало роста в этом году было зафиксировано в начале июня (рис. 1а, 1б). Активный рост микоризных корневых окончаний в хвойно-лиственном насаждении отмечен в течение июля, позднее рост замедлялся. Незна-

чительное увеличение их прироста отмечено в конце вегетационного сезона. В 2009 г. в хвойно-лиственном насаждении максимальный прирост корневых окончаний наблюдали в конце июня – середине июля (рис. 1в, 1г).

В сосняке чернично-сфагновом в 2008 г. активное формирование микоризных окончаний наблюдали с середины июня по август (рис. 2а, 2б). В середине августа рост корневых окончаний полностью прекращается. Согласно исследованиям других авторов в условиях средней тайги начало линейного роста корней отмечается при среднесуточной температуре от +3 до +6 °С, активный рост происходит в июне – начале июля [2]. В 2009 г. в сосняке чернично-сфагновом рост микоризных корней снижался в середине июня – начале июля и продолжался до сентября (рис. 2в, 2г). Таким образом, период роста корневых окончаний в сосняке сфагновом в 2008 г. был короче, чем в 2009 г. Это можно объяснить тем, что в июле 2008 г. наблюдали резкий спад содержания влаги в почве, который привел к торможению роста микориз. Это согласуется с данными других авторов [7], изучавших корни деревьев. При недостатке влаги рост корней прекращается и сокращается активная зона сосуших корней в результате отмирания первичной коры в базальной их части [7]. Более продолжительный рост микоризных корневых окончаний в 2009 г. в сосняке чернично-сфагновом можно объяснить

2008 г.



2009 г.

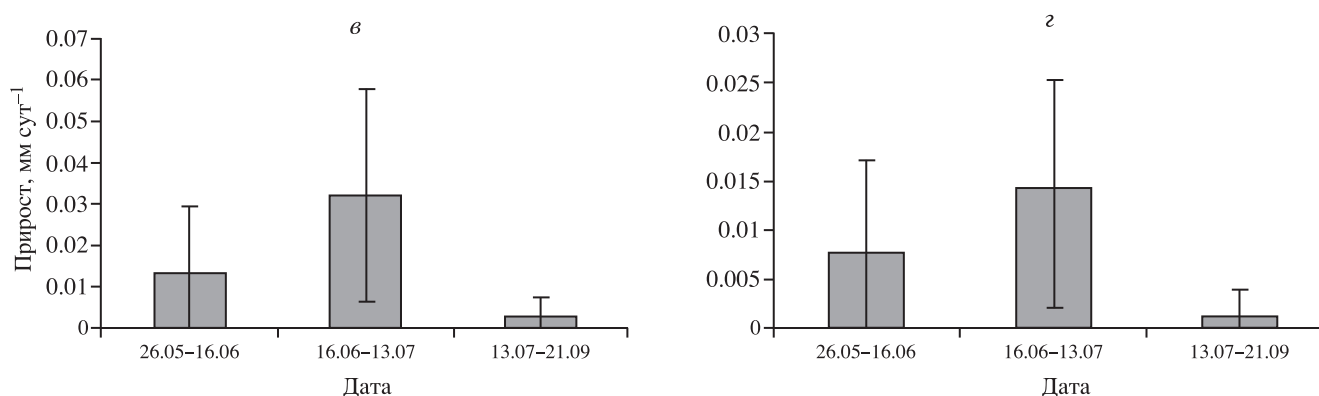


Рис. 1. Прирост микоризных корневых окончаний (а, в) сосны и их боковых ответвлений (б, г) в хвойно-лиственном насаждении. Точки и бары соответствуют средним значениям и их стандартным отклонениям.

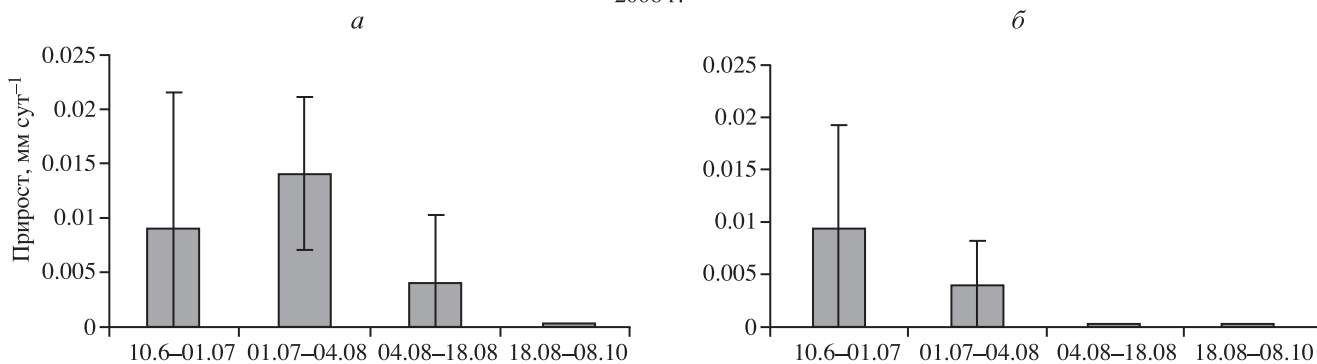
сохранением высокой температуры и благоприятной влажности лесной подстилки в осенний период. В целом, в период активного роста среднесуточный прирост в длину микоризных корневых окончаний в двух типах хвойных фитоценозов имел сходные величины.

Особенностью микоризных корневых окончаний видов рода *Pinus* является их дихотомическое ветвление. Морфология и анатомическое строение сосущих корней, представленных исключительно микоризами, отличаются большим разнообразием [7]. Согласно нашим наблюдениям микоризы сосны представлены простыми, дихотомически ветвящимися четковидными, мелкоизвилистыми, коралловидными, клубневидными, вильчатыми, изогнутыми, комбинированными формами. Их окраска сильно варьирует и определяется видом-микобионтом. У сосны нами выявлено 12 подтипов грибных чехлов: плектенхиматические (А, В, С, Е), псевдопаренхиматические (F, G, H), двойные (J, L, M), переходные (BF) и бесструктурные (RS). Преобладающими были плектенхиматические чехлы подтипов В (61%) и А (24%).

В подзоне южной тайги у сосны обыкновенной другие авторы наблюдали 10 подтипов чехлов [3]. По сравнению с елью у сосны увеличивается разнообразие псевдопаренхиматических и двойных чехлов, которые считаются физиологически более активными [4, 10]. Разные по строению чехлы сформированы разными видами грибов [9, 16, 18]. По данным В.И. Шубина [14], минимальное число микоризообразователей наблюдается в лесах с сухими и переувлажненными почвами.

В хвойно-лиственном насаждении у сосны обнаружены эктомикоризы с 9 подтипами грибных чехлов, отмечена высокая доля микориз с двойными чехлами (рис. 3). В сосняке чернично-сфагновом выявлено 8 подтипов грибных чехлов. Среди них отсутствовали двойные чехлы, но увеличилась доля бесструктурных чехлов и появились микоризы с переходным типом BF. Это является показателем менее благоприятного гидротермического режима в сообществе, так как чехлы RS-подтипа характерны для финальных этапов морфогенеза корневых окончаний, когда их поглощающая способность снижается [4].

2008 г.



2009 г.

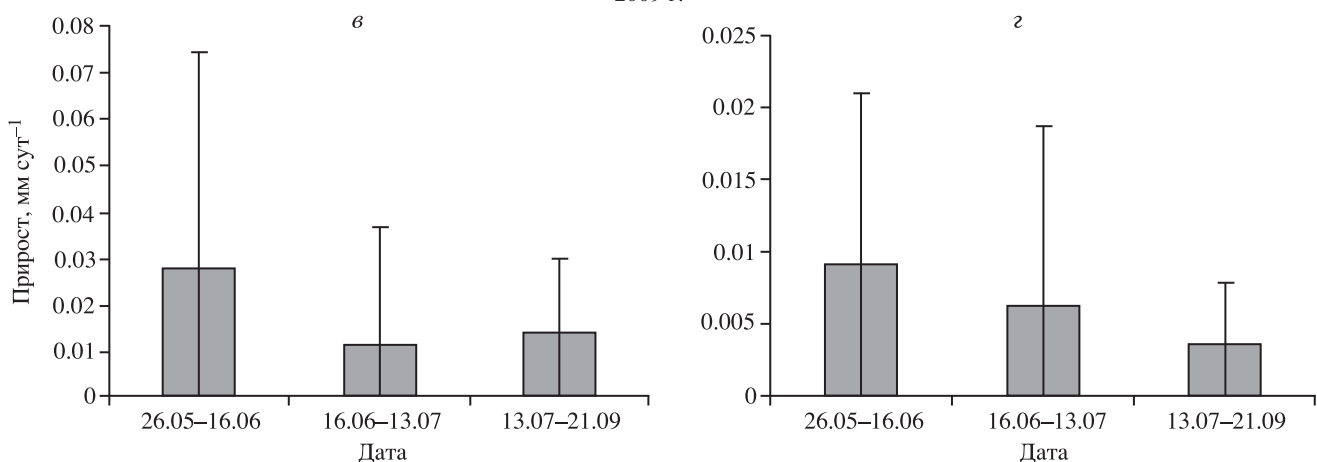


Рис. 2. Прирост микоризных корневых окончаний (а, в) сосны и их боковых ответвлений (б, з) в сосняке чернично-сфагновом. Точки и бары соответствуют средним значениям и их стандартным отклонениям.

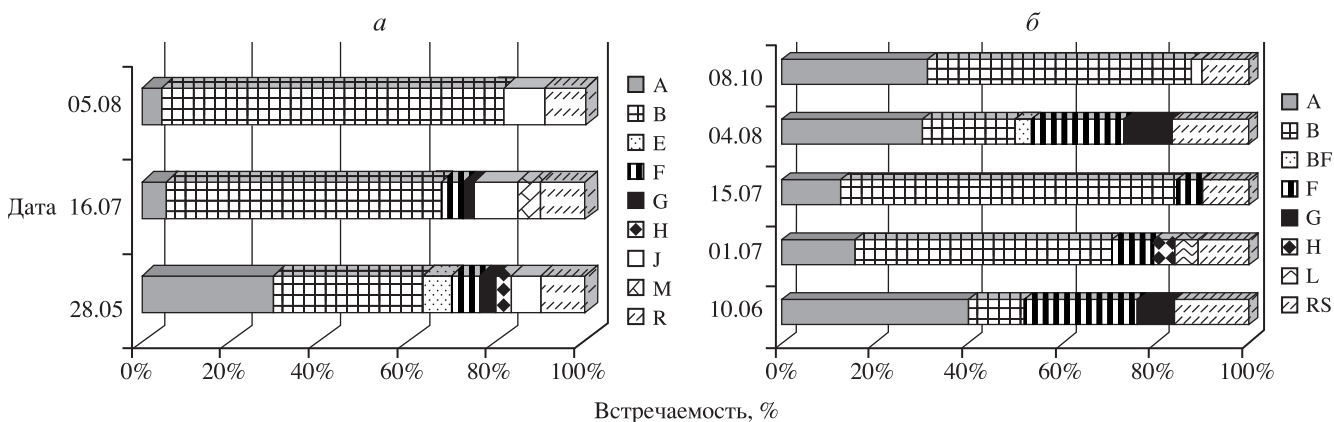


Рис. 3. Сезонная динамика встречаемости (%) типов эктомикориз сосны обыкновенной в хвойно-лиственном насаждении (а), сосняке чернично-сфагновом (б).

Разнообразие и встречаемость микориз с разными типами чехлов характеризовались сезонной динамикой. В течение всего вегетационного периода у сосны преобладали плектенхиматические чехлы, которые характерны для начальных этапов морфогенеза корневых окончаний

древесных растений [4]. В сосняке чернично-сфагновом в середине вегетации увеличивалось число плектенхиматических чехлов подтипа В, а в августе повышалась доля псевдопаренхиматических и бесструктурных чехлов. В октябре наиболее часто встречались плектенхимати-

Таблица 3. Сезонная динамика численных показателей эктомикориз сосны обыкновенной в хвойно-лиственном насаждении и сосняке чернично-сфагновом

Дата	Диаметр эктомикориз, мкм	Объемная доля чехла, %	Толщина чехла, мкм
Хвойно-лиственное насаждение			
28.05	434.7±141.9	16.1±8.9	17.6±11.7
16.07	483.8±106.3	13.8±9.3	18.7±16.2
05.08	395.0±87.3	16.0±12.9	17.7±16.9
Сосняк чернично-сфагновый			
10.06	379.2±87.6	13.0±6.9	13.8±10.0
01.07	369.3±104.1	15.7±10.3	16.9±16.4
15.07	347.3±46.2	15.2±8.1	14.4±7.6
04.08	345.0±63.6	17.9±10.5	16.5±10.7
08.10	440.2±127.5	17.2±9.9	21.1±14.1

Примечание. Значения в таблице соответствуют среднеарифметическим значениям и их стандартным отклонениям.

ческие чехлы, разнообразие чехлов в целом снижалось.

Нами не выявлены закономерности в изменении численных показателей анатомической структуры эктомикоризных корней у сосны обыкновенной за период вегетации. Диаметр эктомикориз сосны варьировал от 240 до 880 мкм, объемная доля грибного чехла менялась от 3 до 53% и составила в среднем 15–20%. Толщина грибного чехла варьировала в пределах 2.5–75 мкм. В сосняке чернично-сфагновом толщина и объемная доля грибного чехла в эктомикоризе незначительно увеличивались в середине вегетационного сезона с возрастанием частоты встречаемости псевдопаренхиматических и двойных чехлов (табл. 3).

Толщина и объемная доля грибного чехла в микоризном окончании снижались при усилении застойного увлажнения и снижении трофности почвы (верховое болото) и на песчаных почвах (сосняк лишайниковый). Это могло быть вызвано угнетением развития симбиотических партнеров при неблагоприятном гидротермическом и питательном почвенном режиме. Известно, что при благоприятном увлажнении и умеренных концентрациях доступных растению питательных веществ в почве активизируется микоризообразование [11]. Максимальный диаметр эктомикориз сосны зафиксирован нами в хвойно-лиственном насаждении, минимальный – на верховом болоте (рис. 4). Однако этот признак не характеризуется высокой вариабельностью в сосняках с разным типом почв [19]. Минимальную плотность ми-

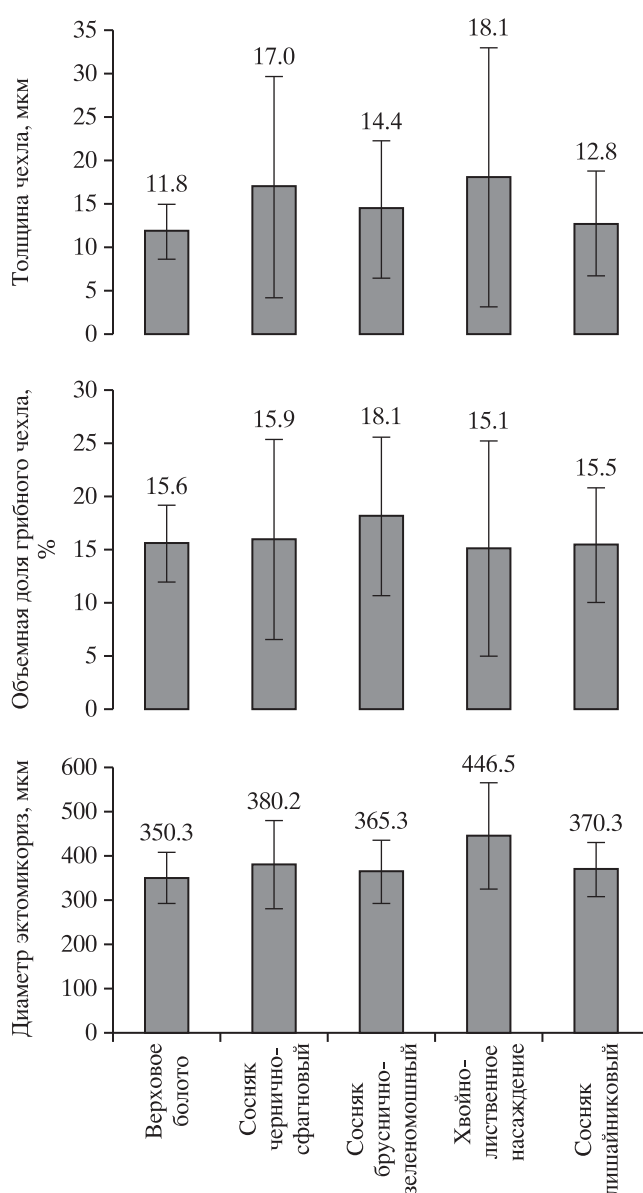


Рис. 4. Численные показатели эктомикориз сосны обыкновенной в разных типах хвойных сообществ. Точки и бары соответствуют средним значениям и их стандартным отклонениям.

кориз наблюдали в сосняке бруснично-зелено-мошном, максимальную – в хвойно-лиственном насаждении. Увеличение плотности микориз в подстилке сосняка лишайникового, вероятно, усиливает всасывающую поверхность корней в условиях недостатка воды и элементов минерального питания в почве.

Заключение. В подзоне средней тайги период роста корневых окончаний сосны в сосняке чернично-сфагновом короче, чем в хвойно-лиственном насаждении, и это, вероятно, связано с особенностями температурного и водного режимов в почвах этих фитоценозов. Активное формирование микоризных корневых окончаний сосны происходит в середине июня – начале июля. Они характеризуются образованием 12 подтипов грибных чехлов, среди которых преобладают плектенхиматические подтипы В и А. По сравнению с елью у сосны увеличивается разнообразие сложных чехлов псевдопаренхиматического и двойного сложения. В сезонной динамике доля грибного чехла в объеме эктомикориз варьирует от 3 до 53%. Толщина и объемная доля микобионта в эктомикоризе возрастает к середине вегетационного сезона с увеличением доли псевдопаренхиматических и двойных чехлов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. 278 с.
2. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.
3. Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз хвойных на техногенное загрязнение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Екатеринбург, 1999. 18 с.
4. Веселкин Д.В. Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с корневой конкуренцией древостоя // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: Изд-во: УрО РАН, 2001. С. 113–126.
5. Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов // Сиб. экол. журн. 2005. № 4. С. 753–761.
6. Орлов А.Я. Наблюдения над сосущими корнями ели (*Picea excelsa* Link) в естественных условиях // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 8. С. 1172–1181.
7. Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 324 с.
8. Осипов А.Ф. Структура фитоценоза сосняка чернично-сфагнового подзоны средней тайги // Матер. докл. I Всеросс. молодежной науч. конф. “Молодежь и наука на Севере”. Сыктывкар, 2008. Т. III. С. 218–219.
9. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
10. Семенова Л.А. Морфология сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980а. С. 103–132.
11. Семенова Л.А. Особенности экологии микориз сосны обыкновенной в зависимости от эдафических условий и географической широты // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980б. С. 133–147.
12. Скупченко В.Б. Вибрационная микротомия мягких тканей // Новые научные методики Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1979. Вып. 2. 56 с.
13. Творожникова Т.А., Загирова С.В., Пунегов В.В. Сезонная динамика роста эктомикоризных корней ели сибирской и содержания в них сахаров // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 1. С. 117–123.
14. Шубин В.И. Микотрофность древесных пород. Ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л.: Наука, 1973. 264 с.
15. Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.
16. Agerer R. Ectomycorrhizae of *Tomentella albomarginata* (Thelephoraceae) on Scots pine // Mycorrhiza. 1996. V. 6. P. 1–7.
17. Agerer R. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae // Mycol. Progress. 2006. V. 5. P. 67–107.
18. Dames J.F., Straker C.J., Scholes M.C. Ecological and anatomical characterization of some *Pinus patula* ectomycorrhizas from Mpumalanga, South Africa // Mycorrhiza. 1999. V. 9. P. 9–24.
19. Ostonen I., Lõhmus K., Lasn R. The role of soil conditions in fine root ecomorphology in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Plant & Soil. 1999. V. 208. P. 283–292.
20. Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal symbiosis. 2 Edition. San Diego; London: Academic Press, 1997. 605 p.

Structure and Growth of Scots Pine Mycorrhiza Root Tips in Coniferous Phytocenoses of Middle Taiga

T. A. Sizonenko, S. V. Zagirova

The growth and anatomical structure of Scots pine mycorrhiza root tips were studied in coniferous communities in the middle taiga. Pine trees are characterized by the formation of mycorrhiza roots with 12 subtypes of fungal covers, the occurrence frequency of which changes in the litter during a season. Mycorrhiza roots are actively formed in mid-June–beginning of July. In the bilberry-sphagnum pine forest, the growth period of root tips in pine trees was somewhat shorter than that in the coniferous-deciduous stand.