

УДК 581.43 + 581.143 + 582.475

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЭКТОМИКОРИЗНЫХ КОРНЕЙ *ABIES SIBIRICA**

Д.В. Веселкин

Институт экологии растений и животных УрО РАН

В ходе возрастного изменения детерминированных корней пихты сибирской, которые сначала являются немикоризными, а затем становятся эктомикоризными, увеличивается площадь поверхности корня и возрастает соотношение «поверхность / объем» при одновременном увеличении парциального объема грибного чехла. Доля чехла в объеме эктомикоризных корней на первых этапах их развития составляет 17%, а в объеме зрелых эктомикоризных корней – 29 – 33%.

Ключевые слова: микориза, эктомикоризные корни, грибной чехол, возрастные изменения корней, *Abies sibirica*.

В естественных местообитаниях большая часть корней хвойных деревьев с детерминированным ростом преобразованы в эктомикоризные корни. Разнообразие вариантов строения эктомикоризных корней описано в лабораторных [12; 16; 19] и естественных условиях [1; 4; 10; 13; 14]. Закономерности онтогенетического развития эктомикоризных корней исследовались неоднократно [4; 11; 12; 16]. Имеются оценки продолжительности существования эктомикоризных корней [7; 15; 20]. Однако оценки соотношения симбионтов в ходе развития эктомикоризных корней нам не известны; существуют лишь данные, характеризующие соотношение объемов грибного чехла и тканей корня в эктомикоризных корнях в среднем в местообитании [1; 2; 17; 21].

Задача работы – исследовать возрастные изменения строения немикоризных и эктомикоризных корней пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и оценить соотношения симбионтов на разных этапах развития.

Изучен один недетерминированный (материнский) корень пихты длиной около 50 см с боковыми детерминированными немикоризными и эктомикоризными корнями (рис. 1). Корень извлечен из разлагающегося валежного ствола в ельнике хвошевом южной тайги Среднего Урала. В эктомикоризных корнях, предположительно, встречается один вид микобиона – *Paxillus involutus* (Batsch.) Fr., плодовые тела которого найдены на валежном стволе. По мицелиальным тяжам прослежена связь мицелия, отходящего от эктомикоризных корней, с мицелием в основании плодовых тел. Корень зафиксирован в 4% растворе формалина.

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 08-04-91766) и программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279)

На материнском корне, порядок ветвления которого приняли за нулевой, располагались боковые корни 1-го порядка, а на части из них – корни 2 – 3-го порядков (рис. 1а). Для обозначения органов, включающих боковые корни 1-го и последующих порядков, использованы следующие термины: «немикоризный корень» (г) – не имеющий грибного чехла боковой корень 1-го порядка, не несущий корней 2–3-го порядков (рис. 1б); «булавовидная эктомикориза» (mI) – эктомикоризный корень 1-го порядка, не несущий корней 2–3-го порядков (рис. 1б); «молодая папоротниковидная эктомикориза» (mII) – эктомикоризный корень 1-го порядка (m_{II_1}) с корнями 2-го порядка (m_{II_2}) (рис. 1в); «зрелая папоротниковидная эктомикориза» (mIII) – эктомикоризный корень 1-го порядка (m_{III_1}) с боковыми корнями 2-го (m_{III_2}) и 3-го (m_{III_3}) порядков (рис. 1г).

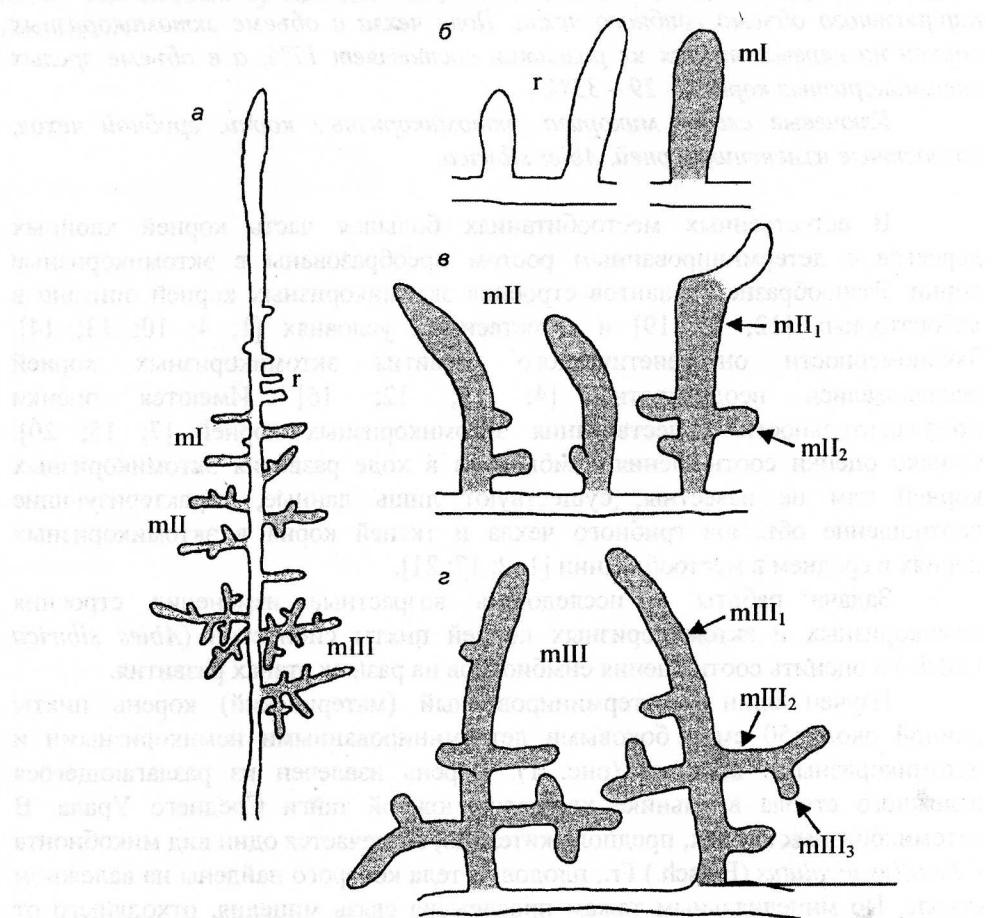


Рис. 1. Схематическое изображение материнского корня,

немикоризных и эктомикоризных корней *Abies sibirica*:

а – материнский корень; г – немикоризный корень;

б, mI – булавовидная эктомикориза;

в, mII – молодые, г, mIII – зрелые эктомикоризные корни;

порядок корней: m_{II_1} и m_{III_1} – 1-й; m_{II_2} и m_{III_2} – 2-й; m_{III_3} – 3-й

С приближением до 0,5 мм определяли длину корней всех порядков ветвления. Внутреннее строение исследовали на поперечных срезах толщиной 10 – 20 мкм, которые готовили на замораживающем микротоме и измеряли в глицерине без окрашивания. На каждом срезе фиксировали или рассчитывали следующие параметры: 1) общий радиус – от центра центрального цилиндра до наружного края чехла; 2) толщину грибного чехла; 3) радиус корня растения – до наружного края коры корня; 4) радиус эндодермы – до наружного края эндодермы; 5) парциальные объемы грибного чехла, паренхимы коры и тканей, ограниченных эндодермой, в общем объеме эктомикоризного корня [1; 17]; 6) число слоев таниновых (периферические, сдавленные в радиальном направлении, темно-окрашенные клетки коры) и изодиаметрических (не таниновых) клеток коры; 7) средний размер изодиаметрических клеток коры.

Немикоризные боковые корни, у которых наблюдалась корневые волоски, расположены в 7 – 12 см от апикального конца материнского корня; булавовидные эктомикоризы – в 10 – 20 см; молодые папоротниковидные эктомикоризы – в 15 – 40 см. Зрелые папоротниковидные эктомикоризы расположены в базальной части материнского недетерминированного корня. Упорядоченное расположение немикоризных корней и эктомикориз позволяет представить последовательность «г → mI → mII → mIII» как этапы развития одного бокового корня 1-го порядка.

Выделяются два ряда «превращения», в которых корни трансформируются из предыдущего состояния в следующее и поэтому следующий корень старше предыдущего, так как проходит более длительный путь развития: 1) ряд превращения корня 1-го порядка: г → mI → mII₁ → mIII₁; 2) ряд превращения корня 2-го порядка: mII₂ → mIII₂. В этих рядах длина корней закономерно возрастает: при превращении корня 1-го порядка его длина возрастает в 3 раза (в среднем от 5,3 до 18,0 мм); при превращении корня 2-го порядка длина возрастает в 2,5 раза (в среднем от 1,6 до 4,0 мм).

В двух других рядах – рядах «возникновения» – каждый последующий корень моложе предыдущего, так как каждый последующий корень заново возникает на предыдущем: 3) ряд возникновения корня 2-го порядка: mII₁ → mII₂; 4) ряд возникновения корня 3-го порядка: mIII₁ → mIII₂ → mIII₃. В этих рядах длины корней закономерно снижаются.

Изменения типа сложения грибных чехлов в процессе роста эктомикоризных корней не установлено. В 94% случаев чехлы отнесены к плектенхиматическим чехлам подтипа В [по: 9]. Остальные чехлы отнесены к бесструктурным чехлам подтипов R и S, но их приуроченности к определенным этапам развития не выявлено.

В ряду превращения корня 1-го порядка на этапе превращения mII₁ → mIII₁ общий радиус и радиус корня снижаются в 1,9 – 2,3 раза (табл. 1). Это обусловлено снижением в 1,5 – 1,6 раза радиуса эндодермы и уменьшением в 1,7 – 1,8 раза протяженности коровой паренхимы. Последнее объясняется возрастанием в ряду г → mI → mII₁ → mIII₁ обилия таниновых клеток, а также уменьшением числа слоев и размеров изодиаметрических клеток коры. Самые развитые грибные чехлы формируются на корнях mII₁, но

наибольший парциальный объем чехла характерен для эктомикоризных корней mIII₁ (рис. 2). Сходные изменения внутреннего строения наблюдаются в ряду превращения корня 2-го порядка: общий радиус снижается в 1,5 раза, радиус корня – в 1,6 раза, радиус эндодермы – в 1,8 раза; число слоев таниновых клеток возрастает, толщина чехла не изменяется.

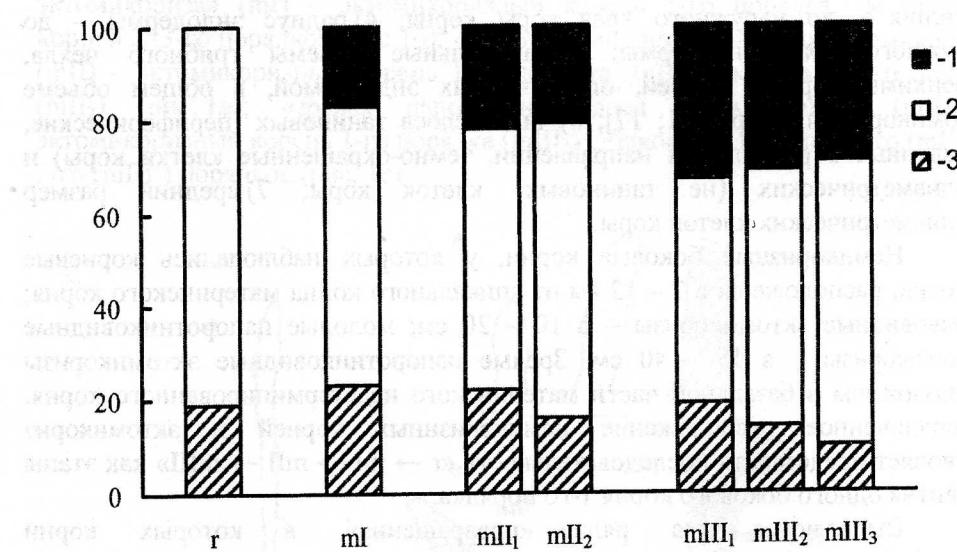


Рис. 2. Парциальный объем грибного чехла в немикоризных и эктомикоризных корнях *Abies sibirica* разных порядков ветвления:
 1 – грибной чехол; 2 – паренхима коры корня;
 3 – ткани корня, ограниченные эндодермой;
 по оси абсцисс – корни разных порядков ветвления;
 по оси ординат – парциальный объем, в %

Таким образом, с ростом времени существования детерминированных эктомикоризных корней, в них, во-первых, уменьшаются размеры проводящего аппарата и коровой паренхимы, и, во-вторых, увеличивается относительная доля микобиона в объеме эктомикоризных корней. Закономерность редукции тканей при увеличении возраста корней известна (недетерминированные корни [8; 18; 22]; детерминированные корни [5 – 7; 12]. Нами подобные качественные описания дополнены численными оценками. Но возрастные изменения соотношения симбионтов в эктомикоризных корнях ранее не были предметом исследований и поэтому не были описаны.

Таблица 1
Параметры внутреннего строения немикоризных корней и эктомикоризных корней в составе эктомикориз *Abies sibirica*

Параметры	немикоризный корень (г)	булавовидная эктомикориза (мл)	Структура папоротниковидная эктомикориза			
			молодая	mIII ₁	mIII ₂	mIII ₃
Общий радиус, мкм	398 ^c	418 ^c	421 ^c	241 ^b	209 ^{ab}	160 ^{ab}
Радиус корня, мкм	398 ^c	385 ^c	372 ^c	216 ^b	170 ^{ab}	132 ^a
Радиус тканей, ограниченных эндодермой, мкм	179 ^c	184 ^c	170 ^c	86 ^b	73 ^{ab}	48 ^{ab}
Толщина чехла, мкм	-	36 ^{ab}	49 ^c	26 ^{ab}	39 ^{bc}	27 ^{ab}
Число слоев таниновых клеток, шт.	0,14 ^a	0,58 ^a	1,19 ^b	0,71 ^{ab}	1,88 ^c	1,21 ^b
Число слоев изодиаметрических клеток коры корня, шт.	5,71 ^a	5,87 ^a	4,92 ^b	4,52 ^{bc}	4,13 ^{cd}	3,58 ^d
Средний размер юклетки коры корня, мкм	40 ^a	35 ^b	35 ^b	24 ^c	26 ^c	21 ^c

Примечание. Разными буквенными индексами обозначены различающиеся по критерию Шеффе (при $P<0,05$) значения в строке.

Таблица 2

Средние интегральные параметры
немикоризных корней и эктомикориз *Abies sibirica*

Параметры	Структура			
	немикоризный корень (г)	булавовидная эктомикориза (mI)	папоротниковидная эктомикориза	
			молодая (mII)	зрелая (mIII)
Длина всех корней, мм	5,28	5,41	16,59	44,06
Площадь поверхности, мм^2	13,20	14,20	36,94	48,90
Общий объем, мм^3	2,63	2,97	6,94	4,43
Объем корня, мм^3	2,63	2,46	5,42	3,02
Объем гриба, мм^3	-	0,51	1,52	1,41

Примечание. Площадь поверхности рассчитана по формуле площади цилиндра, исходя из средней длины корней, входящих в состав эктомикориз, и их средних радиусов; объем рассчитан по формуле объема цилиндра: общий объем – исходя из среднего общего радиуса; объем корня – исходя из среднего радиуса корня; объем гриба – разность между общим объемом и объемом корня.

В рядах возникновения корней 2- и 3-го порядков их поперечные размеры (радиусы корня и эндодермы, толщина чехла) снижаются. Число слоев таниновых клеток в корнях 1-го порядка выше, чем в корнях 2 – 3-го порядков, но число слоев живых клеток не зависит от порядка ветвления и поэтому общее число слоев клеток коры от корней 1-го порядка к корням 2 – 3-го порядков снижается. Закономерность редукции коровой паренхимы и проводящего аппарата в «предельно тонких корнях» также известна [3, с. 132 – 133]. Но принципиально важным, по нашему мнению, моментом, является то, что как в рядах «превращения», так и в рядах «возникновения» новых корней вследствие редукции тканей дерева, входящих в состав эктомикоризных корней, возрастает структурная значимость грибного симбионта. Это выражается в возрастании парциального объема чехла по мере возрастного развития эктомикориз: в mI чехол составляет 17% общего объема, в mII – 21–22%, в mIII – 29 – 33% (см. рис. 2).

Общая площадь поверхности соприкосновения с почвой при превращении немикоризного корня в зрелую папоротниковидную эктомикоризу возрастает в 3,7 раза (табл. 2). Наибольший абсолютный объем достигается в молодых папоротниковидных эктомикоризах. Соотношение «поверхность / объем» достигает максимального значения у зрелых папоротниковидных эктомикориз. На завершающем этапе развития единица объема эктомикоризного корня обеспечивает примерно в 2 раза большую площадь соприкосновения с почвой, чем на предшествующих.

Таким образом, развитие детерминированного корня *A. sibirica*, который сначала является немикоризным, а затем становится эктомикоризным, приводит к возрастанию площади его поверхности, возрастанию соотношения «поверхность / объем» при одновременном возрастании доли грибного симбионта в его объеме. Это свидетельствует об

увеличении с возрастом структурной значимости микобиона. Установленные возрастные изменения строения корней – это изменения, направленные на приобретение строения, оптимального для выполнения функций поглощения питательных веществ.

Автор признателен В.А. Мухину (ИЭРиЖ УрО РАН) за критическое обсуждение основных положений статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Веселкин Д.В. Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, №1. С. 22 – 29.
2. Веселкин Д.В. Разнообразие и анатомическое строение эктомикориз *Picea obovata* Ledeb. в высотном градиенте (горный массив Денежкин Камень, Средний Урал) // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15, №3. С. 497 – 505.
3. Воронин Н.С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Уч. зап. Калужского гос. пед. ин-та им. К.Э. Циолковского. Калуга, 1964. Вып. 13. С. 3 – 179.
4. Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений. М., 1971.
5. Орлов А.Я. Наблюдения над сосущими корнями ели (*Picea excelsa* Link) в естественных условиях // Ботан. журн. 1957. Т. 42, №8. С. 1172 – 1181.
6. Орлов А.Я. Рост и возрастные изменения сосущих корней ели *Picea excelsa* Link // Ботан. журн. 1960. Т. 45, №6. С. 888 – 896.
7. Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М., 1971.
8. Салиев Р.К. К вопросу о классификации корней и корневых окончаний у древесных пород при лесоводственных и лесокультурных исследованиях // Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. М.; Л., 1962. С. 53 – 58.
9. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981.
10. Семенова Л.А. Морфология микоризы сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 103 – 132.
11. Brunner B.I., Scheidegger C. Ontogeny of synthesized *Picea abies* (L.) Karst. – *Hebeloma crustuliniforme* (Bull. ex St Amans) Quel. ectomycorrhizas // New phytol. 1992. V. 120, №3. P. 359 – 369.
12. Cairney J.W.G., Chambers S.M. Interactions between *Pisolithus tinctorius* and its hosts: a review of current knowledge // Mycorrhiza. 1997. V. 7, №3. P. 117 – 131.
13. 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, №1. P. 9 – 24.
14. Gronbach E., Agerer R. Charakterisierung und Inventur der Fichten-Mykorrhizen im Höglwald und deren Reaktionen auf saure Beregnung // Forstwiss. Cbl. 1986. B. 105, №4. S. 329 – 335.

15. Majdi H., Damm E., Nylund J.-E. Longevity of mycorrhizal roots depends on branching order and nutrient availability // New phytol. 2001. V. 150, №1. P. 195 – 202.
16. Nylund J.-E., Unestam T. Structure and physiology of ectomycorrhizae. I. The process of mycorrhiza formation in norway spruce in vitro // New phytol. 1982. V. 91, №1. P. 63 – 79.
17. Ostonen I., Lõhmus K. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions // Plant and soil. 2003. V. 257, №2. P. 435 – 442.
18. Peterson C.A., Enstone D.E., Taylor J.H. Pine root structure and its potential significance for root function // Plant and soil. 1999. V. 217, №1 – 2. P. 205 – 213.
19. Qian X.M., Kottke I., Oberwinkler F. Activity of different ectomycorrhizal types studied by vital fluorescence // Plant and soil. 1998. V. 199, №1. P. 91 – 98.
20. Rygiewicz P.T., Johnson M.G., Ganio L.M., Tingey D.T., Storm M.J. Lifetime and temporal occurrence of ectomycorrhizae on ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Laws.) seedlings grown under varied atmospheric CO₂ and nitrogen levels // Plant and soil. 1987. V. 189, №2. P. 275 – 287.
21. Satomura T., Nakatsubo T., Horikoshi T. Estimation of the biomass of fine roots and mycorrhizal fungi: a case study in a Japanese red pine (*Pinus densiflora*) stand // J. For. Res. 2003. V. 8, №3. P. 221 – 225.
22. Taylor J.H., Peterson C.A. Morphometric analysis of *Pinus banksiana* Lamb. root anatomy during a 3-month field study // Trees. 2000. V. 14, №5. P. 239 – 247.

AGE-RELATED CHANGES OF THE *ABIES SIBIRICA* ECTOMYCORRHIZAL ROOTS

D.V. Veselkin

Institute of Plant and Animal Ecology UD RAS

During the first stages of their age-related changes determinate roots of Siberian fir are nonmycorrhizal, afterwards the roots become ectomycorrhizal. During all the stages surface area of the roots and «surface-volume» ratio increase. Meanwhile portion of mycobiont in total ectomycorrhizal roots volume expands as well. Fungal mantle portion of the total volume of ectomycorrhizal roots during the first stages are 17%, and it comprises 29 – 33% of the mature ectomycorrhizal roots volume.