

УДК 581.557.24+581.144.2:582.475

**СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ
И ИНТЕНСИВНОСТЬЮ МИКОРИЗАЦИИ
У ВСХОДОВ *PINUS SYLVESTRIS* В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ**

Д. В. Веселкин

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202
E-mail: denis_v@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 18.04.11 г.

Связь между размером корневой системы и интенсивностью микоризации у всходов *Pinus sylvestris* в разных условиях. – Веселкин Д. В. – На разных уровнях проанализирована теснота связи между суммарной длиной недетерминированных корней и интенсивностью микоризации корней у всходов сосны обыкновенной в 45 местообитаниях. Между средними значениями признаков в крупных группах местообитаний с разными экологическими режимами установлена отрицательная связь. На индивидуальном уровне, т.е. при анализе отдельных особей, сопряженность между признаками отсутствует.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, адаптация, корни, корневая система, микоризообразование, эктомикориза.

Relation between the root system size and the intensity of mycorrhization in *Pinus sylvestris* seedlings in different conditions. – Veselkin D. V. – The power of relation between the total length of undeterminate roots and the intensity of root mycorrhization of pine seedlings was analyzed in 45 habitats at different levels. A negative relationship was observed between the average values of the signs in large habitat groups with different ecological conditions. On the individual level, when separate individuals are analyzed, there was no relationship between the signs.

Key words: scots pine, adaptation, roots, root system, mycorrhization, ectomycorrhiza.

ВВЕДЕНИЕ

Основным способом модификационных адаптаций растений, т.е. способом приведения собственной структуры в соответствие с условиями окружающей среды, является изменение активности роста уже существующих органов и формирование новых органов (Юрцев, 1986; Нотов, 1999). При этом у многих древесных растений поглощение элементов минерального питания осуществляется симбиотическими органами – эктомикоризами – детерминированными корнями, трансформированными в результате поселения эктомикоризных грибов. Вступление в эктомикоризный симбиоз приводит к изменению физиолого-биохимических параметров состояния растений и, как правило, к их лучшему росту (Шемаханова, 1962; Marx, Bryan, 1975; Cudlin et al., 1983; Ahonen-Jonnarth, Finlay, 2001; Khasa et al., 2001; Chen et al., 2006 и др.). Учитывая существование подобной симбиотической связи, можно считать, что адаптивные реакции деревьев в подземной сфере реализуются двумя способами: автономным (формирование новых корней и их рост) и симбиотическим (трансформация корней в эктомикоризы). Легко интерпретируемым признаком, характеризующим выраженность автономной активнос-

СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

ти, является общий размер корневой системы, а в качестве ключевой характеристики выраженности симбиотических адаптаций удобно использовать признак интенсивности микоризации корневых систем – долю трансформированных в эктомикоризы детерминированных корней (Веселкин, 2008, 2010 *a, б*).

Для понимания закономерностей приспособления эктомикоризных растений к почвенным условиям необходимо представлять, во-первых, как соотносятся между собой активности автономных и симбиотических адаптаций и, во-вторых, каковы условия их преимущественного проявления. В настоящей статье предпринята попытка ответить на первый и, отчасти, на второй вопрос. Цель работы: на примере всходов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) исследовать связь (сопряженность) между признаками строения подземных органов, характеризующими выраженность автономных и симбиотических адаптаций всходов в подземной сфере.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Признаки морфологии и микоризации корневых систем определены у всходов сосны обыкновенной, произраставших в естественных и искусственных местообитаниях. Описания условий отбора проб и проведения экспериментов частично опубликованы (Веселкин, 2006, 2009, 2010 *a*; Veselkin et al., 2010). Изучали состояние корневой системы у 4 – 12-месячных всходов сосны обыкновенной из 45 естественных и искусственных местообитаний (выборки) (*n*), полученных в 2004 – 2007 гг. на территории Уральского региона. Возраст всходов в естественных местообитаниях определяли косвенно, предполагая, что прорастание семян происходило в конце мая – начале июня. Сбор растений в большинстве случаев был приурочен к окончанию первого вегетационного сезона (октябрь) – возраст 5 месяцев, или к самому началу второго года развития (май) – возраст 12 месяцев. Всего проанализировано 1496 особей (по 30 – 50 в выборке).

Местообитания объединялись в пять групп (I – V) по особенностям эколого-эдафических условий. I – ненарушенные леса (возраст всходов 5 – 12 мес., *n* = 7); Пригородный район Свердловской области (сосняк на скальном; 2006 г.); Кетовский район Курганской области (сосняк бруснично-мелкотравно-зеленомошный; 2005 г.). II – нарушенные (горелые) леса (12 мес., *n* = 7); Кетовский район Курганской области (сосняк бруснично-мелкотравно-зеленомошный; 2005 г.). III – естественные и искусственные (питомники) нелесные местообитания с глинистыми и суглинистыми почвами (5 – 6 мес., *n* = 9); лесные питомники в Березовском, Сысертском, Ревдинском и Первоуральском районах Свердловской области (2004 г.) и в Кетовском районе Курганской области (2005 г.); естественные местообитания в Пригородном районе Свердловской области (2005 г.). IV – естественные и искусственные нелесные местообитания с торфянистыми почвами (4 – 6 мес., *n* = 5); лесные питомники в Пригородном и Сысертском районах Свердловской области (2004 г.) и естественные местообитания в Пригородном районе Свердловской области (2005 г.). V – вегетационный опыт (5 мес., *n* = 17); сеянцы выращивали в 2007 г. в вегетационных сосудах в теплице на территории Ботанического сада УрО РАН (Екатеринбург) в смеси верхового торфа и песка при разных уровнях добавочного внесения азота (в форме мочевины) и фосфора (двойной суперфосфат)

при оптимальной водообеспеченности; в качестве инокулюма эктомикоризных грибов использовали гумусово-аккумулятивный горизонт дерново-подзолистой почвы сосняка черничного.

После фиксации в 4%-ном растворе формалина у каждой особи определяли: 1) массу надземных органов (стебля и хвои; после высушивания при 105°C в течение 24 ч, мг); 2) сумму длин главного и боковых недетерминированных корней I и II порядков, мм; 3) долю детерминированных корней, трансформированных в эктомикоризы – признак «интенсивность микоризации» корневой системы, %.

Связь между размером корневой системы всходов и успешностью формирования эктомикориз анализировали на нескольких уровнях. Во-первых, оценивали сопряженность признаков у отдельных особей в каждом местообитании (индивидуальная сопряженность). Во-вторых, оценивали связь между средними значениями признаков в отдельных группах местообитаний и между группами местообитаний, принимая за учетную единицу среднее значение признака в выборке или в группе местообитаний. Для проверки статистических предположений использовали непараметрические критерий Краскела – Уоллеса, при описании результатов которого приведены значения критерия (H) с указанием числа степеней свободы и общего количества наблюдений (n) и достигнутый уровень значимости критерия (P). Для характеристики тесноты связи между признаками использовали параметрический коэффициент корреляции Пирсона (r) и непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Индивидуальная сопряженность. В 8 из 45 проанализированных местообитаний установлены значимые положительные, а в 2 местообитаниях – значимые отрицательные коэффициенты корреляции между длиной корней и интенсивностью микоризации корневых систем особей (рис. 1).

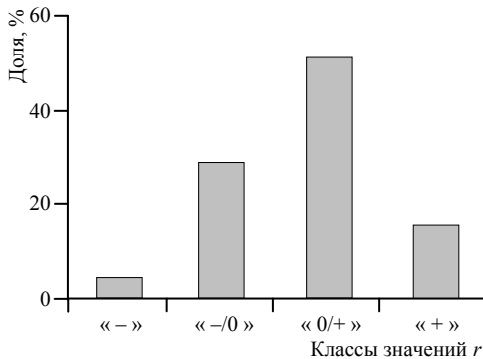


Рис. 1. Частотное распределение значений 45 коэффициентов корреляции (r) между длиной корней и интенсивностью микоризации у отдельных всходов *P. sylvestris* (классы значений r : – – значимые отрицательные ($P < 0.05$); –/0 – незначимые отрицательные; 0/+ – незначимые положительные; + – значимые положительные)

Однако объединенный анализ 45 коэффициентов корреляции свидетельствует, что в среднем связь между размером и микоризацией корневых систем на уровне отдельных особей отсутствует (таблица). Только в нарушенных лесах обсуждаемую связь можно считать слабо положительной, а в остальных группах местообитаний она фактически не проявляется. Во всех пяти рассматриваемых группах местообитаний средние значения коэффициентов корреляции между размером и микоризацией корней одинаковы ($H_{(4; n=45)} = 8.34$, $P = 0.080$).

СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Теснота связи между длиной корней и интенсивностью микоризации корневых систем
у отдельных всходов *Pinus sylvestris*

Группы местообитаний	n*	Характеристика**				
		min	q25%	avg	q75%	max
Ненарушенные леса	30–37	+0.02	+0.06	+0.11	+0.16	+0.19
Нарушенные леса	30–46	-0.07	+0.18	+0.26	+0.35	+0.53
Нелесные с глинистыми почвами	30–50	-0.50	-0.09	-0.01	+0.05	+0.38
Нелесные с торфянистыми почвами	30–65	-0.17	-0.04	-0.03	-0.01	+0.10
Вегетационный опыт	30–33	-0.46	-0.04	+0.10	+0.23	+0.55
Все 45 местообитаний	30–65	-0.50	-0.04	+0.09	+0.20	+0.55

Примечание. * Объем выборок – количество наблюдений, на основании которых рассчитаны коэффициенты корреляции; ** минимальные (*min*), соответствующие нижнему (*q25%*) и верхнему (*q75%*) квартилю, средние (*avg*) и максимальные (*max*) значения коэффициентов корреляции Пирсона.

Таким образом, в пределах локальных местообитаний различия размеров корневых систем у отдельных особей всходов сосны не сопряжены устойчивым и закономерным образом с различиями уровня заселенности корней эктомикоризными грибами. Другими словами, у отдельных всходов степени выраженности автономной и симбиотической адаптивных активностей в подземной сфере, во-первых, взаимно не определяют друг друга и, во-вторых, по всей вероятности, каким-либо согласованным образом не зависят от микроразличия факторов среды.

Связь в пределах групп местообитаний. Во всех отдельно рассматриваемых группах местообитаний при изменении средней длины корней в выборке (местообитании) средняя интенсивность микоризации статистически значимо не изменяется (рис. 2, а). Соответствующие оценки тесноты связи имеют следующие значения: ненарушенные леса – $r_s = +0.75$, $P = 0.052$; нарушенные леса – $r_s = +0.32$, $P = 0.482$; нелесные местообитания с глинистыми почвами – $r_s = -0.28$, $P = 0.460$; нелесные местообитания с торфянистыми почвами – $r_s = -0.10$, $P = 0.873$; вегетационный опыт – $r_s = +0.08$, $P = 0.757$.

Вид аппроксимирующих функций, описывающих связь между средней длиной корней и уровнем их микоризации в ненарушенных и нарушенных лесах (см. рис. 2, а), позволяет предполагать, что при увеличении количества наблюдений обсуждаемая связь могла бы стать статистически значимой. Но, основываясь на имеющихся данных, мы вынуждены заключить, что изменения средних размеров корневых систем всходов между отдельными местообитаниями не сопровождаются закономерными изменениями тесноты их связи с эктомикоризными грибами.

Связь между группами местообитаний. В ряду выделенных групп местообитаний «ненарушенные леса» → «нарушенные леса» → «нелесные местообитания» → «вегетационный опыт» возрастает длина корней всходов и снижается успешность формирования эктомикориз. Между крайне различающимися по условиям группами местообитаний – ненарушенными лесами и опытом – средние размеры корневых систем всходов различаются в 5 – 15 раз. В лесах типичная протяженность корневых систем всходов варьирует в диапазоне 100 – 200 мм независимо от того, составляет ли их возраст 5 или 12 месяцев. При выращивании в теплице

це в ходе вегетационного опыта после 5 месяцев развития суммарная длина корней у одной особи достигает 500 – 3000 мм. Средние значения интенсивности микоризации различаются между лесами и опытом в 3 – 30 раз. Независимо от возраста всходов в лесных местообитаниях в микоризы трансформированы 70 – 90% детерминированных корней, а в условиях опыта – лишь 2 – 35%.

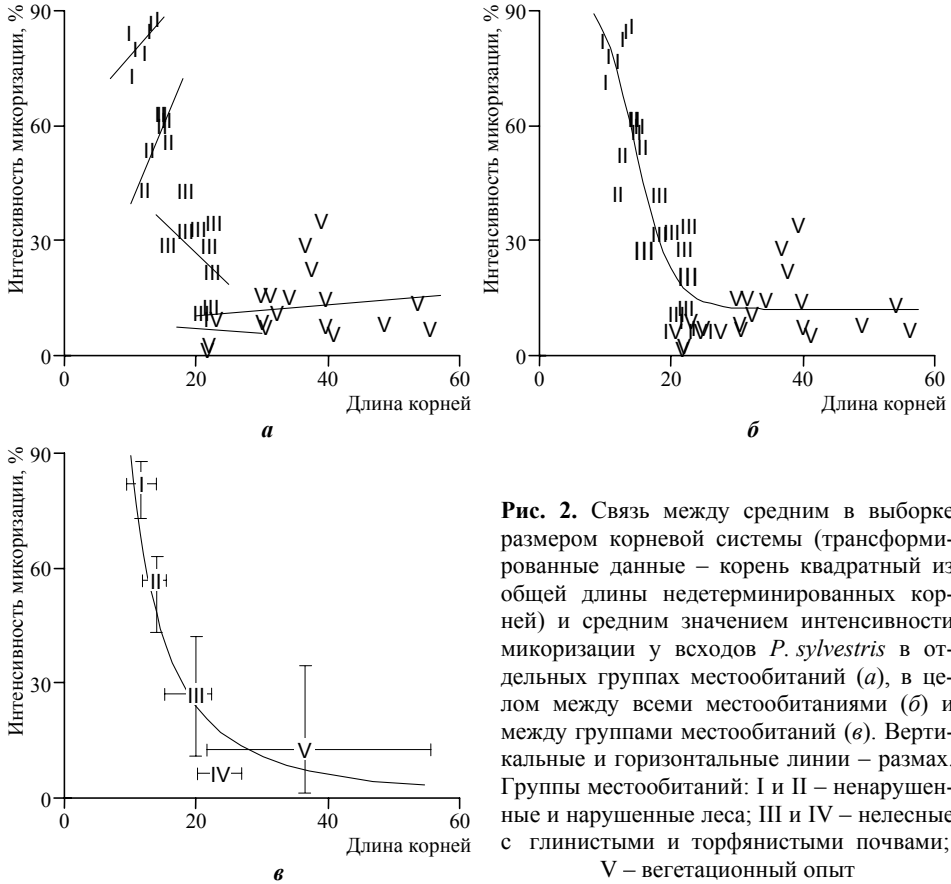


Рис. 2. Связь между средним в выборке размером корневой системы (трансформированные данные – корень квадратный из общей длины недетерминированных корней) и средним значением интенсивности микоризации у всходов *P. sylvestris* в отдельных группах местообитаний (а), в целом между всеми местообитаниями (б) и между группами местообитаний (в). Вертикальные и горизонтальные линии – размах. Группы местообитаний: I и II – ненарушенные и нарушенные леса; III и IV – нелесные с глинистыми и торфянистыми почвами; V – вегетационный опыт

Таким образом, в разных группах местообитаний у всходов преимущественно реализуются разные способы построения поглощающего аппарата: максимальная выраженность автономных адаптаций соответствует минимальной выраженности симбиотических и наоборот (рис. 2, б). В результате при объединенном анализе выборок из всех местообитаний между средним размером корневой системы и средним уровнем микоризации корней наблюдается отрицательная связь. Эта связь не линейна, поскольку при аппроксимации эмпирических точек уравнением логистической функции $R^2 = 0.81$, а для прямой линии $R^2 = 0.45$. Поскольку на

СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

уровне особей и отдельных местообитаний связь между размером и уровнем микоризации корней отсутствует, очевидно, что отрицательная сопряженность между этими признаками, наблюдаемая при анализе всех выборок, объясняется различием между группами местообитаний. Поэтому корректно иллюстрирует обсуждаемую зависимость график, представленный на рисунке 2, в (аппроксимация степенной функцией, $R^2 = 0.95$, $P = 0.011$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение проявления признаков, подобные тем, что иллюстрируют зависимости на рисунках 2, в, б, можно интерпретировать как указание на компромиссный характер выраженности автономной и симбиотической адаптивных активностей всходов, что близко к кругу явлений, описываемых термином трейдофф (tradeoff, trade-off – отрицательные корреляции между функциями или признаками организмов) (Berntson, 1994; Cadotte, 2007). Однако мы с осторожностью относимся к такой интерпретации.

Нами рассматриваются особенности строения особей одного вида растения из разных популяций и в разных экологических условиях. Другими словами, анализируется эколого-генетическая изменчивость, корректно вычленив генетическую (межпопуляционную) и экологическую составляющие которой, основываясь на представленных материалах, невозможно. Однако предположение об экологической регуляции проявления признаков-индикаторов автономных и симбиотических адаптаций, на наш взгляд, более обоснованно, чем вероятность генетического закрепления их нормы реакции. Об этом свидетельствуют следующие обстоятельства. В ряду местообитаний «ненарушенные леса» → «нарушенные леса» → «нелесные местообитания» → «вегетационный опыт» увеличивается степень отклонения условий среды от условий сформированных лесных экосистем. При этом происходит снижение напряженности конкуренции всходов с другими растениями и общая оптимизация условий их развития. Это видно по возрастанию средней массы всходов к концу первого – началу второго вегетационного сезона: ненарушенные леса – 37 ± 8 мг; нарушенные леса – 51 ± 5 мг; нелесные местообитания с глинистыми почвами – 70 ± 9 мг; нелесные местообитания с торфянистыми почвами – 113 ± 24 мг; вегетационный опыт – 187 ± 22 мг ($H_{(4; n=45)} = 30.81$, $P < 0.001$). С другой стороны, в силу усиления в анализируемом ряду местообитаний степени отклонения условий от естественных обоснованно также предположение о снижении обилия и разнообразия сообществ эктомикоризных грибов (Danielson, Visser, 1990; Torres, Honrubia, 1997; Bruns et al., 2002; Rudawska et al., 2006), что видно по снижению уровня микоризации корней всходов.

Нам представляется, что отрицательный характер сопряженности между признаками-индикаторами автономных и симбиотических адаптаций, устанавливаемый при анализе выборок из разных групп местообитаний, возникает вследствие наложения независимых ответов на изменение внешних условий со стороны каждого члена симбиосистемы. Увеличение протяженности корней – ответ фитобионта на оптимизацию условий. Происходящее при этом снижение активности микобионтов функционально не связано с уровнем оптимальности условий для развития

всходов, а объясняется или уменьшением обилия пропагул эктомикоризных грибов или снижением их симбиотической активности при снижении уровня сформированности сообществ. Таким образом, по нашему мнению, отрицательный характер сопряженности между выраженностью автономных и симбиотических адаптаций всходов сосны является результатом независимой внешней – средовой или ценотической – регуляции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В контрастных экологических условиях разных местообитаний у ювенильных особей сосны обыкновенной возможен широкий спектр сочетаний между проявлением автономного и симбиотического способов адаптации в подземной сфере. Степень проявления каждого способа адаптации регулируется экологически и функционально не зависит от степени выраженности другого способа. В нарушенных или пионерных местообитаниях, к поселению в которых сосна хорошо преадаптирована (Санников, 1992; Восточноевропейские леса..., 2004), адаптации осуществляются преимущественно автономно. С ростом степени сукцессионной продвинутости вмещающей экосистемы усиливается выраженность симбиотического способа адаптации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Веселкин Д. В.* Функциональное значение микоризообразования у однолетних сеянцев сосны и ели в лесных питомниках // Вестн. Оренбургского гос. ун-та. 2006. № 4. С. 12 – 18.
- Веселкин Д. В.* Физиологическая и экологическая сопряженность между морфологическими признаками и уровнем микоризации корневых систем всходов сосны обыкновенной // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : материалы Всерос. конф. : в 6 ч. Ч. 1. Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2008. С. 168 – 171.
- Веселкин Д. В.* Влияние уровня обеспеченности азотом и фосфором на структуру биомассы и развитие эктомикориз у всходов сосны обыкновенной // Аграрная Россия. 2009. Спец. вып. С. 53 – 54.
- Веселкин Д. В.* Оценка влияния несимбиотических и симбиотических параметров подземных органов на развитие надземных органов всходов *Pinus sylvestris* // Экология. 2010 а. № 6. С. 414 – 419.
- Веселкин Д. В.* Способ разделения вкладов несимбиотических и симбиотических параметров подземных органов в развитие надземных органов эктомикоризных растений // Леса России и хозяйство в них / Урал. гос. лесотехн. ун-т. Екатеринбург, 2010 б. Вып. 1 (35). С. 57 – 63.
- Восточноевропейские леса : история в голоцене и современность : в 2 кн. М. : Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
- Нотов А. А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 60 – 79.
- Санников С. Н.* Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М. : Наука, 1992. 264 с.
- Шемаханова Н. М.* Микотрофия древесных пород. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.
- Юрцев Б. А.* Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. : Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1986. С. 9 – 23.

СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Ahonen-Jonnarth U., Finlay R. D. Effects of elevated nickel and cadmium concentrations on growth and nutrient uptake of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* seedlings // Plant Soil. 2001. Vol. 236, № 2. P. 129 – 138.

Berntson G. M. Modelling root architecture: are there tradeoffs between efficiency and potential of resource acquisition? // New Phytologist. 1994. Vol. 127, № 3. P. 483 – 493.

Bruns T., Tan J., Bidartondo M., Szaro T., Redecker D. Survival of *Suillus pungens* and *Amanita franchetii* ectomycorrhizal genets was rare or absent after a stand-replacing wildfire // New Phytologist. 2002. Vol. 155, № 3. P. 517 – 523.

Cadotte M. W. Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales // Ecology. 2007. Vol. 88, № 4. P. 823 – 829.

Chen Y. L., Kang L. H., Malajczuk N., Dell B. Selecting ectomycorrhizal fungi for inoculating plantations in south China : effect of *Scleroderma* on colonization and growth of exotic *Eucalyptus globulus*, *E. urophylla*, *Pinus elliotii* and *P. radiata* // Mycorrhiza. 2006. Vol. 16, № 4. P. 251 – 259.

Cudlin P., Mejstřík V., Skoupy J. Effect of pesticides on ectomycorrhizae of *Pinus sylvestris* seedlings // Plant Soil. 1983. Vol. 71, № 1 – 3. P. 353 – 361.

Danielson R. M., Visser S. The mycorrhizal and nodulation status of container-grown trees and shrubs reared in commercial nurseries // Can. J. For. Res. 1990. Vol. 20, № 5. P. 609 – 614.

Khasa P. D., Sidger L., Chakravarty P., Dancik B. P., Erickon L., Curdy D. Mc. Effect of fertilization on growth and ectomycorrhizal development of container-grown and bare-root nursery conifer seedlings // New Forests. 2001. Vol. 22, № 3. P. 179 – 197.

Marx D. H., Bryan W. C. Growth and ectomycorrhizal development of loblolly pine seedlings in fumigated soil infected with fungal symbiont *Pisolithus tinctorius* // For. Sc. 1975. Vol. 21, № 3. P. 245 – 254.

Rudawska M., Leski T., Trocha L. K., Gornowicz R. Ectomycorrhizal status of Norway spruce seedlings from bare-root forest nurseries // For. Ecol. Manag. 2006. Vol. 236, № 2 – 3. P. 375 – 384.

Torres P., Honrubia M. Changes and effects of a natural fire on ectomycorrhizal inoculum potential of soil in a *Pinus halepensis* forest // For. Ecol. Manag. 1997. Vol. 96, № 3. P. 189 – 196.

Veselkin D. V., Sannikov S. N., Sannikova N. S. Specific features of root system morphology and mycorrhiza formation in Scots pine seedlings from burned-out areas // Rus. J. Ecol. 2010. Vol. 41, № 2. P. 139 – 146.