

УДК 581.557.24(470.13)

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СТРОЕНИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ЭКТОМИКОРИЗНЫХ КОРНЕЙ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ

Т. А. Сизоненко

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

E-mail: tvor.83@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2017 г.

Исследования проводили в ельнике чернично-сфагновом средней тайги Республики Коми. Показатели морфоанатомической структуры и флуоресценции изучены методами световой и люминесцентной микроскопии, дыхание измерено у неотрезанных тонких корней с использованием инфракрасного газоанализатора. У эктомикоризных корней пихты зарегистрировано 12 подтипов грибных чехлов, состав и количество которых изменялись в течение вегетационного сезона. В начале вегетации разнообразие и доля псевдопаренхиматических и двойных чехлов были максимальными. В августе и сентябре увеличивалось количество плектенхиматических и бесструктурных чехлов, уменьшалось их разнообразие. Растительный компонент эктомикориз, включающий коровую паренхиму и проводящий цилиндр, имел высокую активность флуоресценции на протяжении всего сезона. Окрашивание грибного компонента (грибного чехла и сети Гартига) было более контрастное. Наибольшую интенсивность флуоресценции коровой паренхимы наблюдали у эктомикориз с максимальными значениями толщины грибных чехлов. Высокая доля таниновых клеток в коровой паренхиме была сопряжена с низкой интенсивностью флуоресценции грибного чехла и сети Гартига. Наибольшее количество интенсивно окрашенных элементов эктомикориз отмечено в июле, а неокрашенных (коричневых) – в июне и августе. Зависимость между дыханием эктомикоризных корней и долей ярко окрашенных структурных элементов была незначима. В мае и сентябре отмечали более низкие значения выделения CO_2 корнями, чем в летние месяцы. Выявлена значимая положительная связь дыхания тонких корней пихты с температурой лесной подстилки.

Ключевые слова: эктомикориза, пихта сибирская, сезонная динамика, флуоресценция, морфоанатомическая структура, дыхание, средняя тайга.

DOI: 10.15372/SJFS20170609

ВВЕДЕНИЕ

Пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb. – одна из основных лесообразующих древесных пород европейского Северо-Востока. Пихтовые леса не являются широко распространенными на территории Республики Коми и занимают площадь около 200 тыс. га (Леса..., 1999). Пихта может выступать как содоминант на более плодородных почвах и чувствительнее к теплу и влаге, чем другие хвойные (Юдин, 1954).

Пихта сибирская образует сильно разветвленную, но не слишком глубокую корневую систему стержневого типа (Шумилова, 1962; Леса..., 1999) и является облигатно микоризным видом. Морфологическое и анатомическое

строение микоризных корней этого вида на территории Среднего Урала и Южного Предуралья ранее описано в работах Д. В. Веселкина (2004, 2013б). Сезонная динамика параметров эктомикориз изучена у *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. (Сизоненко, Загирова, 2011, 2012; Веселкин, 2013б). Для пихты сибирской таких сведений в литературе не обнаружено. Ранее нами изучена флуоресцентная активность эктомикориз ели сибирской и сосны обыкновенной в условиях Севера (Сизоненко, Загирова, 2013; Сизоненко, 2015). Жизненную активность корней можно определять при помощи метода окрашивания диацетатом флуоресцеина, который является удобным способом распознавания «живых» и «мертвых» клеток (Lundgren, 1981).

Показателем функциональной активности тонких корней является также их дыхание, которое зависит от факторов среды, толщины корня, наличия симбионтов и фазы роста корней (Бобкова, 1987; Gansert, 1994; Coleman et al., 1996; Pregitzer et al., 2000).

Задача исследования – дать характеристику сезонной динамики морфоанатомического строения, дыхательной активности и флуоресценции эктомикориз пихты сибирской в условиях средней тайги Республики Коми.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в течение вегетационного периода с мая по октябрь 2016 г. в ельнике чернично-сфагновом средней тайги ($62^{\circ}17'$ с. ш., $50^{\circ}40'$ в. д.) V класса бонитета, состав 9Е1Б + С ед. II, возраст деревьев основного полога 106–200 лет, почва – торфянисто-подзолисто-глееватая, супесчаная, подстилаемая суглинками (Коренные еловые леса..., 2006).

Вегетационный период 2016 г. характеризовался теплой и сухой погодой по сравнению со средней многолетней. В мае было относительно тепло, температура воздуха возрастала к середине июля, среднемесячные ее значения достигали $+20^{\circ}\text{C}$, относительная влажность воздуха при этом тоже возрастала. Август и сентябрь были теплыми и влажными (табл. 1).

В течение сезона температуру и влажность подстилки, где сосредоточена основная масса тонких корней, измеряли с помощью датчиков Thermochron (Dallas Instruments, США). В дни измерений определяли влажность лесной подстилки весовым методом. Температура подстилки достигала максимальных значений в июле–августе, при этом влажность подстилки характеризовалась минимальными значениями в июле.

Для флуоресцентного анализа микоризные корневые окончания пихты отбирали в лесной подстилке в течение вегетационного сезона 2016 г. в 4–6 точках фитоценоза и хранили в холодильнике в полиэтиленовых пакетах при $+4^{\circ}\text{C}$. Все микоризы проанализированы в течение недели после отбора из почвы. Готовили анатомические поперечные срезы эктомикориз толщиной 8–10 мкм на вибрационном микротоме для мягких тканей (Скупченко, 1979). Срезы окрашивали диацетатом флуоресцеина в течение 5 мин в темноте (FDA, Sigma, $0.01\text{ мг} \cdot \text{мл}^{-1}$ в фосфатном буфере, pH 7.5) (Ritter et al., 1986; Qian et al., 1998), после чего промывали 3 раза в фосфатном буфере и просматривали с помощью микроскопа Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия). Из каждого эктомикоризного окончания готовили один поперечный срез. Всего за сезон просмотрено 528 анатомических срезов эктомикориз (табл. 2).

Таблица 1. Характеристика погодных условий в течение вегетации, а также температуры и влажности лесной подстилки в дни проводимых измерений 2016 г.*

| Дата наблюдений | Температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$ | Относительная влажность воздуха, % | Температура подстилки, $^{\circ}\text{C}$ | Объемная влажность подстилки, $\text{м}^3 \cdot \text{м}^{-3}$ |
|-----------------|---|------------------------------------|---|--|
| 23–25 мая | 11.6 ± 7.9 | 60.9 ± 23.8 | 7.7 ± 1.9 | 0.22 ± 0.02 |
| 14–17 июня | 14.3 ± 6.1 | 77.2 ± 19.8 | 9.5 ± 1.9 | 0.17 ± 0.02 |
| 12–14 июля | 20.6 ± 4.4 | 78.6 ± 16.7 | 13.7 ± 1.2 | 0.04 ± 0.06 |
| 01–03 августа | 17.8 ± 5.4 | 78.8 ± 15.4 | 14.3 ± 1.4 | 0.11 ± 0.03 |
| 12–14 сентября | 8.9 ± 2.7 | 88.6 ± 8.6 | 9.9 ± 0.8 | 0.16 ± 0.02 |

* По данным метеостанции «Усть-Вымь» (www.rp5.ru; www.komimeteo.ru).

Таблица 2. Сезонная динамика параметров эктомикориз пихты сибирской

| Параметр | Май ($N = 120$) | Июнь ($N = 130$) | Июль ($N = 98$) | Август ($N = 100$) | Сентябрь ($N = 80$) |
|----------------------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|-------------------------|--------------------------|
| Диаметр эктомикориз, мкм | 531 ± 109 | 508 ± 104 | 495 ± 96 | 459 ± 86 | 493 ± 125 |
| Размер проводящего цилиндра, мкм | 236 ± 72 | 215 ± 70 | 209 ± 61 | 195 ± 53 | 244 ± 86 |
| Толщина грибного чехла, мкм | 22 ± 9 | 33 ± 13 | 26 ± 9 | 20 ± 9 | 23 ± 11 |
| Объемная доля чехла, % | 16 ± 6 | 24 ± 8 | 20 ± 6 | 16 ± 7 | 17 ± 8 |
| Доля слоев таниновых клеток, % | 30 ± 16 | 36 ± 22 | 36 ± 27 | 42 ± 23 | 34 ± 23 |

Жизненное состояние микориз оценивали визуально по интенсивности зеленого окрашивания. Ярко-зеленый цвет соответствовал наибольшей активности элементов микориз (++), зеленый – средней (+), желто-зеленый указывал на низкую активность (+/-), коричневый или черный – на стареющие и отмирающие части микориз (-) (Qian et al., 1998).

Одновременно измеряли толщину грибного чехла, количество таниновых клеток в коре корня, диаметр эктомикоризы. Подтип грибного чехла определяли согласно классификации И. А. Селиванова (1981).

Дыхание неотрезанных корней диаметром менее 2 мм, образующих микоризу, у взрослых деревьев пихты измеряли в лесной подстилке с помощью инфракрасного газоанализатора Li 6400 (Li-Cor, США) и металлической почвенной камеры в разное время суток в токе атмосферного воздуха. Корневую мочку с микоризными тонкими корнями очищали от почвы, заворачивали во влажную марлю и помещали в почвенную камеру. Скорость дыхания в камере регистрировали после стабилизации показаний прибора через 20–30 мин от начала измерений. Время одного измерения составляло 40–70 мин. После завершения измерений корни отрезали, высушивали и определяли их массу. Интенсивность дыхания рассчитывали в $\text{мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Всего за сезон проведены измерения дыхания на 42 образцах корневых мочек с эктомикоризами пихты. Зна-

чения температуры и влажности в камере фиксировали по показаниям прибора.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Microsoft Excel 2003, STATISTICA 10 (лицензия Института биологии Коми НЦ УрО РАН). В таблицах и на рисунках указаны средние арифметические значения и их стандартные отклонения. В тексте R соответствует коэффициенту корреляции Пирсона, N – количеству наблюдений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Строение эктомикориз. В ельнике чернично-сфагновом средней тайги у пихты сибирской эктомикоризы образованы в среднем у 97 % тонких поглощающих корней. Плотность микориз составляла более 80 шт. на 10 см корней. Эктомикоризы представлены простыми или слаборазветвленными формами от светло- до темно-коричневого цвета. Всего за период исследования выявлено 12 подтипов грибных чехлов плектенхиматического (A, B, B_3, D, E), псевдопаренхиматического (F, F_3, G, H), двойного (O, P) и бесструктурного (RS) сложения (согласно классификации И. А. Селиванова (1981)). Сезонная динамика их встречаемости представлена на рис. 1. В начале вегетации доля псевдопаренхиматических и двойных чехлов, а также их разнообразие были максимальными. В августе и сентябре увеличивалось количество

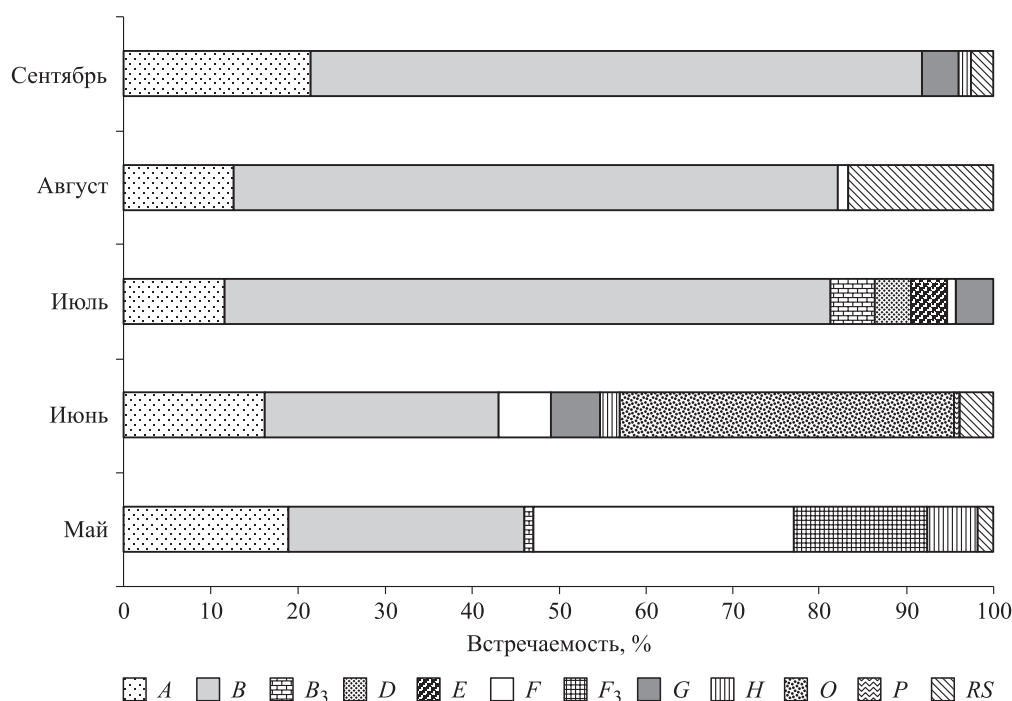


Рис. 1. Сезонная динамика встречаемости эктомикориз пихты разных подтипов.

плектенхиматических и бесструктурных чехлов, а общее их разнообразие уменьшалось.

Считается, что плектенхиматическая структура является исходной при формировании псевдопаренхиматических и двойных чехлов (Еропкин, 1977), поэтому доля плектенхиматических типов чехлов эктомикориз увеличивается в периоды активного роста эктомикоризных корней (Сизоненко, Загирова, 2013).

Поскольку весь вегетационный период 2016 г. характеризовался теплой и влажной погодой и рост корней мог продолжаться в течение всего периода, можно предположить, что доля плектенхиматических чехлов была высокой даже в позднелетний и осенний периоды. Псевдопаренхиматические и двойные чехлы являются более «зрелыми», обладающими максимальным развитием (Семенова, 1980; Веселкин, 2005), у пихты их высокое обилие отмечено в мае и июне, что указывает на высокую биохимическую активность корней в этот период (Вахмистров, 1985). Бесструктурные чехлы характеризуются, как правило, наименьшими размерами и характерны для завершающих этапов развития микоризы (Веселкин, 2005). У пихты их количество относительно равномерное, за исключением небольшого увеличения доли в августе, что может быть связано с процессами постепенного старения корней.

С типом сложения чехла связаны такие характеристики эктомикориз, как размеры корня, толщина и объемная доля грибного чехла (Веселкин, 2013а). Для описания изменений этих показателей эктомикориз в сезонной динамике нами проведен однофакторный ANOVA, где фактором являлся месяц выборки. Согласно нашим данным, диаметр отдельных эктомикориз пихты менялся от 373 до 640 мкм, в среднем уменьшаясь к августу и затем снова возрастая к осени (см. табл. 2; $F_{(4; 523)} = 6.83; p < 0.0001$). Размер проводящего цилиндра изменялся от 142 до 330 мкм ($F_{(4; 523)} = 8.43; p < 0.0001$), уменьшаясь к августу и увеличиваясь к осени. Толщина грибных чехлов варьировала в пределах 11–45 мкм ($F_{(4; 523)} = 27.33; p < 0.0001$), объемная доля грибного симбионта в микоризе составляла от 10 до 32 % ($F_{(4; 523)} = 28.03; p < 0.0001$). Оба показателя увеличивались в июне, когда наблюдали начало активного роста тонких корней у хвойных (Сизоненко, Загирова, 2011). Анатомические показатели диаметра эктомикориз, толщины и объемной доли грибного чехла в эктомикоризах пихты выше, чем у исследованных нами ранее ели сибирской и сосны обыкновенной, произ-

растающих в еловых фитоценозах средней тайги (Сизоненко, Загирова, 2011, 2012), что согласуется с данными других авторов (Веселкин, 2013б, 2015) и является, вероятно, видоспецифичным признаком.

Показана тесная связь количественных показателей: диаметра эктомикориз и диаметра стелы ($R = 0.80$ при $p < 0.05$, $N = 519$), а также толщины и объемной доли грибного чехла ($R = 0.86$ при $p < 0.05$, $N = 519$).

Максимальную толщину грибных чехлов имели микоризы подтипов *H*, *O* и *G*, что закономерно, поскольку наибольшей толщиной грибных чехлов обладают эктомикоризы с двойными и псевдопаренхиматическими грибными чехлами (Веселкин, 2013а).

Одним из показателей функциональной активности эктомикориз является число таниновых клеток в коре корня, их количество возрастает на завершающей стадии развития микориз (Семенова, 1980; Veselkin, 2004). Доля слоев таниновых клеток в коре эктомикоризных корней пихты составляла от 30 до 42 % (см. табл. 2; $F_{(4; 514)} = 3.65; p = 0.0060$), что несколько выше, чем установлено в исследовании Д. В. Веселкина (2004). Возрастание числа слоев таниновых клеток в коровой паренхиме связано с увеличением количества чехлов *RS*-подтипа, поскольку именно для данного подтипа характерно максимальное их количество (Veselkin, 2004).

Флуоресценция эктомикориз. Интенсивная флуоресценция эктомикориз пихты указывает на их жизненную активность. Центральный цилиндр обычно связывают с интенсивностью транспортных процессов (Wahl, Ryser, 2000), а коровую паренхиму – с синтетической биохимической активностью корней (Вахмистров, 1985). Коровая паренхима и проводящий цилиндр нами рассматривались как растительный компонент микоризы, а грибной чехол и сеть Гартига – как грибной компонент (Сизоненко, 2015). Отмечена высокая, в основном значимая связь активности флуоресценции грибного чехла и сети Гартига, а также коровой паренхимы и проводящего цилиндра (табл. 3).

Поскольку в коровой паренхиме развивается сеть Гартига и она помимо основных функций является связующим звеном между симбионтами, прослежена связь флуоресценции коровой паренхимы и грибного компонента. Окрашивание грибного компонента имело слабую положительную, не всегда значимую связь с флуоресценцией клеток коры. Наиболее яркой окраска грибных чехлов и сети Гартига была в мае и

Таблица 3. Связь между флуоресцентным окрашиванием грибного и растительного компонентов эктомикориз пихты

| Элемент эктомикоризы | Сеть Гартига | | Коровая паренхима | | Проводящий цилиндр | |
|----------------------|--------------|---------------|-------------------|---------------|--------------------|---------------|
| | <i>R</i> | <i>p</i> | <i>R</i> | <i>p</i> | <i>R</i> | <i>p</i> |
| <i>Май</i> | | | | | | |
| Чехол | +0.98 | 0.0000 | +0.49 | 0.0000 | +0.14 | 0.1271 |
| Сеть Гартига | – | – | +0.48 | 0.0000 | +0.15 | 0.1088 |
| Коровая паренхима | – | – | – | – | +0.39 | 0.0000 |
| <i>Июнь</i> | | | | | | |
| Чехол | +0.33 | 0.0001 | +0.03 | 0.7318 | +0.04 | 0.6479 |
| Сеть Гартига | – | – | +0.16 | 0.0635 | +0.14 | 0.1197 |
| Коровая паренхима | – | – | – | – | +0.46 | 0.0000 |
| <i>Июль</i> | | | | | | |
| Чехол | +0.96 | 0.0000 | +0.32 | 0.0015 | +0.20 | 0.0566 |
| Сеть Гартига | – | – | +0.34 | 0.0000 | +0.23 | 0.0218 |
| Коровая паренхима | – | – | – | – | +0.67 | 0.0000 |
| <i>Август</i> | | | | | | |
| Чехол | +0.82 | 0.0000 | +0.15 | 0.1375 | +0.43 | 0.0000 |
| Сеть Гартига | – | – | +0.11 | 0.3050 | +0.43 | 0.0000 |
| Коровая паренхима | – | – | – | – | +0.69 | 0.0000 |
| <i>Сентябрь</i> | | | | | | |
| Чехол | 1.0. | – | +0.15 | 0.1837 | –0.07 | 0.5269 |
| Сеть Гартига | – | – | +0.15 | 0.1837 | –0.07 | 0.5269 |
| Коровая паренхима | – | – | – | – | –0.28 | 0.0114 |

Примечание. Полужирным шрифтом отмечены значимые значения при $p < 0.05$.

Таблица 4. Сезонная динамика встречаемости эктомикориз с разной интенсивностью флуоресценции тканей, %

| Ткань микориз | ++ | + | +/- | – |
|--------------------|----|----|-----|----|
| <i>Май</i> | | | | |
| Чехол | 34 | 39 | 25 | 2 |
| Сеть Гартига | 34 | 38 | 25 | 3 |
| Коровая паренхима | 89 | 11 | 0 | 0 |
| Проводящий цилиндр | 56 | 44 | 0 | 0 |
| <i>Июнь</i> | | | | |
| Чехол | 5 | 87 | 5 | 3 |
| Сеть Гартига | 4 | 62 | 5 | 29 |
| Коровая паренхима | 76 | 24 | 0 | 0 |
| Проводящий цилиндр | 40 | 60 | 0 | 0 |
| <i>Июль</i> | | | | |
| Чехол | 48 | 47 | 1 | 4 |
| Сеть Гартига | 48 | 41 | 1 | 10 |
| Коровая паренхима | 93 | 7 | 0 | 0 |
| Проводящий цилиндр | 86 | 13 | 0 | 1 |
| <i>Август</i> | | | | |
| Чехол | 12 | 55 | 15 | 18 |
| Сеть Гартига | 9 | 46 | 15 | 30 |
| Коровая паренхима | 58 | 42 | 0 | 0 |
| Проводящий цилиндр | 47 | 45 | 0 | 8 |
| <i>Сентябрь</i> | | | | |
| Чехол | 12 | 41 | 44 | 3 |
| Сеть Гартига | 12 | 41 | 44 | 3 |
| Коровая паренхима | 93 | 7 | 0 | 0 |
| Проводящий цилиндр | 48 | 50 | 1 | 1 |

июле (табл. 4). Число желто-зеленых элементов было максимальным в сентябре, коричневых – в июне и августе. Коровая паренхима и стела имели высокую активность на протяжении всего сезона. Такая динамика окрашивания обоих компонентов, вероятно, обусловлена влиянием теплой и влажной, благоприятной для развития эктомикориз погодой в течение всей вегетации. Более контрастная динамика окрашивания грибного компонента по сравнению с растительным может быть связана с влиянием сезонного развития разных видов микобионтов на жизненную активность эктомикориз.

Проводящий цилиндр характеризовался высокой степенью флуоресцентного окрашивания у всех подтипов эктомикориз. Флуоресценция коровой паренхимы отрицательно коррелировала с количеством таниновых клеток и была интенсивной, за исключением микориз с грибными чехлами *RS*-подтипа, поскольку для последних характерна повышенная доля таниновых клеток в коре.

В целом растительный компонент был наиболее ярко окрашен у всех основных подтипов эктомикориз с грибными чехлами *A*, *B*, *B*₃, *D*, *E*, *F*, *F*₃, *H* и *O*, что свидетельствует о благоприятном развитии эктомикоризных корней пихты в данном типе сообщества (табл. 5).

Таблица 5. Флуоресцентная активность (%) разных типов эктомикориз пихты сибирской с мая по октябрь

| Подтип эктомикориз | Объем выборки | ++ | + | +/- | - |
|---------------------------|---------------|-------|-------|------|------|
| <i>Микоризный чехол</i> | | | | | |
| <i>A</i> | 82 | 31.0 | 58.3 | 8.3 | 2.4 |
| <i>B</i> | 254 | 18.3 | 45.6 | 27.4 | 8.7 |
| <i>B₃</i> | 6 | 0 | 100.0 | 0 | 0 |
| <i>D</i> | 4 | 100.0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>E</i> | 4 | 0 | 25.0 | 0 | 75.0 |
| <i>F</i> | 45 | 53.3 | 35.6 | 11.1 | 0 |
| <i>F₃</i> | 18 | 0 | 94.4 | 0 | 5.6 |
| <i>G</i> | 14 | 6.7 | 93.3 | 0 | 0 |
| <i>H</i> | 11 | 63.6 | 18.2 | 18.2 | 0 |
| <i>O</i> | 50 | 4.0 | 48.0 | 0 | 48.0 |
| <i>P</i> | 1 | 0 | 100.0 | 0 | 0 |
| <i>RS</i> | 25 | 0 | 36.0 | 4.0 | 60.0 |
| <i>Сеть Гартига</i> | | | | | |
| <i>A</i> | 82 | 31.0 | 59.5 | 8.3 | 1.2 |
| <i>B</i> | 254 | 19.0 | 48.0 | 27.4 | 5.6 |
| <i>B₃</i> | 6 | 0 | 100.0 | 0 | 0 |
| <i>D</i> | 4 | 100.0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>E</i> | 4 | 0 | 25.0 | 0 | 75.0 |
| <i>F</i> | 45 | 53.3 | 35.6 | 11.1 | 0 |
| <i>F₃</i> | 18 | 0 | 94.4 | 0 | 5.6 |
| <i>G</i> | 14 | 6.7 | 93.3 | 0 | 0 |
| <i>H</i> | 11 | 63.6 | 18.2 | 18.2 | 0 |
| <i>O</i> | 50 | 4.0 | 96.0 | 0 | 0 |
| <i>P</i> | 1 | 0 | 100.0 | 0 | 0 |
| <i>RS</i> | 25 | 8.0 | 52.0 | 4.0 | 36.0 |
| <i>Коровая паренхима</i> | | | | | |
| <i>A</i> | 82 | 56.0 | 44.0 | 0 | 0 |
| <i>B</i> | 254 | 55.2 | 44.0 | 0.4 | 0.4 |
| <i>B₃</i> | 6 | 83.3 | 26.7 | 0 | 0 |
| <i>D</i> | 4 | 100.0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>E</i> | 4 | 100.0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>F</i> | 45 | 60.0 | 40.0 | 0 | 0 |
| <i>F₃</i> | 18 | 66.7 | 33.3 | 0 | 0 |
| <i>G</i> | 14 | 33.3 | 66.7 | 0 | 0 |
| <i>H</i> | 11 | 72.7 | 27.3 | 0 | 0 |
| <i>O</i> | 50 | 50.0 | 50.0 | 0 | 0 |
| <i>P</i> | 1 | 0 | 100.0 | 0 | 0 |
| <i>RS</i> | 25 | 20.0 | 48.0 | 0 | 32.0 |
| <i>Проводящий цилиндр</i> | | | | | |
| <i>A</i> | 82 | 79.8 | 20.2 | 0 | 0 |
| <i>B</i> | 254 | 79.8 | 20.2 | 0 | 0 |
| <i>B₃</i> | 6 | 100.0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>D</i> | 4 | 100.0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>E</i> | 4 | 100.0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>F</i> | 45 | 84.4 | 15.6 | 0 | 0 |
| <i>F₃</i> | 18 | 94.4 | 5.6 | 0 | 0 |
| <i>G</i> | 14 | 66.7 | 33.3 | 0 | 0 |
| <i>H</i> | 11 | 100.0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>O</i> | 50 | 76.0 | 24.0 | 0 | 0 |
| <i>P</i> | 1 | 100.0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>RS</i> | 25 | 68.0 | 32.0 | 0 | 0 |

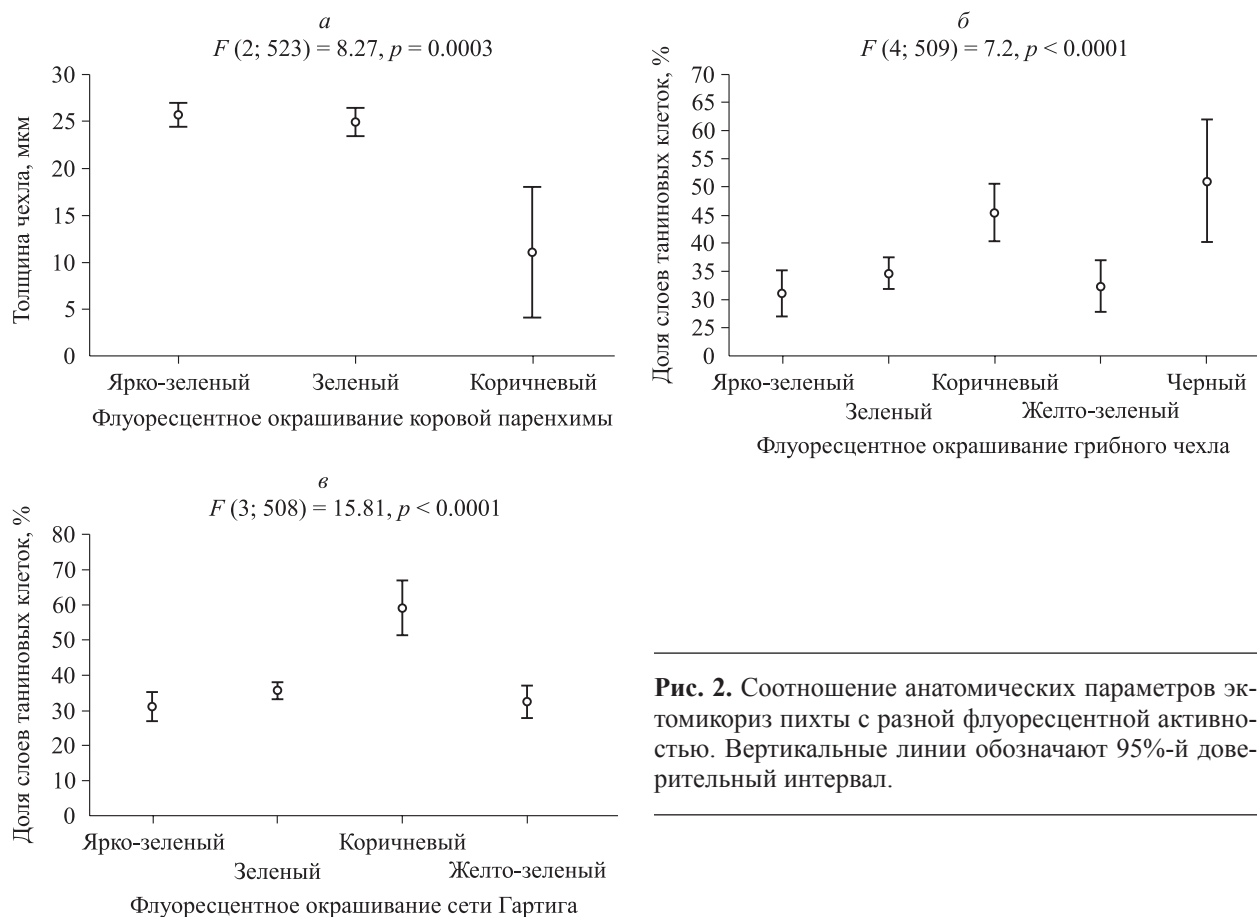


Рис. 2. Соотношение анатомических параметров эктомикориз пихты с разной флуоресцентной активностью. Вертикальные линии обозначают 95%-й доверительный интервал.

Однако некоторые типы эктомикориз выделялись низкой степенью флуоресценции. Так, минимальная флуоресценция отмечена у микориз подтипов *G* и *RS*, что закономерно, поскольку бесструктурные чехлы характерны для стареющих микориз, а чехлы *G*-подтипа образованы аскомицетом *Cenococcum geophilum* Fr., который образует микоризы в неблагоприятных экологических условиях, в частности при засухе (Pigott, 1982; Matsuda et al., 2009; Веселкин, 2013a). Микоризы *P*-подтипа характеризовались средней степенью активности растительного компонента, вероятно, потому, что грибной чехол этих микориз во внутренней своей части, непосредственно прилегающей к коровой паренхиме, имел коричневую окраску, и, возможно, в связи с этим у данного подтипа наблюдалось некоторое снижение жизненной активности. Грибной компонент эктомикориз с чехлами подтипов *A*, *F*, *H* был интенсивно окрашен. Эктомикоризы подтипа *A* наиболее молодые (Семенова, 1980; Веселкин, 2005), поэтому их грибной компонент отличался ярким окрашиванием. Микоризы с псевдопаренхиматическими чехлами подтипов *F* и *H* обладают развитыми, хорошо сформированными грибными чехлами,

вероятно, поэтому для них характерен наиболее физиологически активный грибной компонент. У эктомикориз с развитыми по толщине чехлами отмечали наибольшую активность флуоресценции коровой паренхимы (рис. 2, а). Микоризы с большим количеством таниновых клеток характеризовались низкой интенсивностью флуоресценции грибного чехла и сети Гартига, и, наоборот, минимальное количество слоев таниновых клеток было в микоризах с ярким окрашиванием грибного компонента (рис. 2, б, в). В сезонной динамике максимальное число интенсивно окрашенных элементов эктомикориз отмечено в июле, а неокрашенных (коричневых) – в июне и августе.

Дыхание эктомикоризных корней. Окрашивание диацетатом флуоресцеина является показателем, характеризующим жизнеспособность корней и рекомендованным как удобный тест для оценки состояния сеянцев древесных растений в питомниках. Уровень жизнеспособности сеянцев, показанный при окрашивании диацетатом флуоресцеина, хорошо согласовывался с потенциальным ростом корней (Noland, Mohammed, 1997), поэтому нами было сделано предположение о том, что между интенсивностью флуорес-

Таблица 6. Сезонная динамика дыхания тонких корней пихты и показатели температуры и влажности в камере

| Период наблюдений | Число измерений, N | Выделение мг CO_2 , $\text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ | Температура, °C | Влажность, % |
|-------------------|----------------------|---|-----------------|----------------|
| Май | 1438 | 0.66 ± 0.006 | 26.6 ± 0.04 | 52.9 ± 0.2 |
| Июнь | 2165 | 0.67 ± 0.004 | 23.7 ± 0.05 | 57.9 ± 0.1 |
| Июль | 2461 | 0.69 ± 0.006 | 27.6 ± 0.03 | 58.9 ± 0.1 |
| Август | 1936 | 0.83 ± 0.007 | 29.2 ± 0.04 | 62.9 ± 0.1 |
| Сентябрь | 1162 | 0.53 ± 0.007 | 18.1 ± 0.02 | 68.1 ± 0.1 |

ценции и дыханием эктомикоризных корней существует взаимозависимость. Однако, согласно нашим данным, не выявлена связь между средними значениями дыхания и долей ярко окрашенных компонентов эктомикориз ($R = 0.14$, $N = 20$). Наиболее важными факторами, влияющими на интенсивность дыхания тонких корней древесных растений таежной зоны, являются температура и влажность лесной подстилки (Бобкова, 1987; Загирова, 1999). Дыхание тонких корней может сильно варьировать даже при незначительных изменениях температуры почвы (Bhupinderpal-Singh et al., 2003). Дыхательная способность корней древесных растений возрастает в период ростовых процессов с июня по август, а весной и осенью она, как правило, ниже (Цельникер, 2005).

Согласно нашим данным, дыхание корней слабо менялось в течение мая–июля, увеличивалось к августу и снижалось в сентябре ($F_{(4; 9157)} = 258.03$, $p < 0.0001$; табл. 6).

Увеличение выделения CO_2 корнями в августе связано, скорее всего, с возрастанием температуры, поскольку обнаружена положительная связь дыхания тонких корней пихты с температурой лесной подстилки. Полученные нами оценки интенсивности дыхания корней сопоставимы с данными других исследователей, учитывавших дыхание тонких неотрезанных корней, которое составляло от 0.16 до 3.0 $\text{мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (Ryan et al., 1997; Clinton, Vose, 1999).

Зависимость дыхания микоризных корней от температуры в камере была низкой и положительной ($R = +0.24$ при $p < 0.05$, $N = 9162$), а от влажности – низкой и отрицательной ($R = -0.03$ при $p < 0.05$, $N = 9162$).

Рассмотрена корреляция между усредненными данными по дыханию корней, влажностью и температурой лесной подстилки. В целом за сезон нами выявлена значимая ($p < 0.05$) положительная связь дыхания корней с температурой лесной подстилки ($R = 0.35$, $N = 42$) и незначимая – с ее влажностью ($R = -0.13$, $N = 42$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эктомикоризы пихты сибирской в ельнике чернично-сфагновом средней тайги характеризуются образованием 12 подтипов грибных чехлов, большинство которых обладают высокой активностью флуоресценции. Параметры эктомикориз, такие как толщина, объемная доля грибного чехла, диаметр эктомикориз, имели сезонную динамику. Толщина и объемная доля грибных чехлов у эктомикориз пихты увеличивались в июне. Диаметр эктомикориз снижался к августу и затем снова увеличивался к осени. В сезонной динамике наиболее интенсивную флуоресценцию эктомикоризных корней наблюдали в июле. В целом для большинства подтипов эктомикориз пихты сибирской характерна высокая флуоресценция тканей. Не обнаружена зависимость между дыханием и увеличением доли ярко окрашенных компонентов эктомикориз пихты. В мае и сентябре значения выделения CO_2 корнями были ниже, чем в летние месяцы. Выявлена значимая положительная связь дыхания эктомикоризных корней пихты с температурой лесной подстилки.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Биогеоэкологические основы продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока» № 115012860034.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобкова К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 156 с.
- Вахмистров Д. Б. Ионный режим растений: эволюция проблемы // Новые направления в физиологии растений. М.: Наука, 1985. С. 214–230.
- Веселкин Д. В. Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината // Экология. 2004. № 2. С. 90–98.

- Веселкин Д. В. Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов // Сиб. экол. журн. 2005. № 4. С. 753–761.
- Веселкин Д. В. Морфологическая изменчивость и адаптивное значение эктомикориз хвойных (Pinaceae Lindl.); автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08; 03.02.01. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2013а. 44 с.
- Веселкин Д. В. Размеры эктомикоризных окончаний *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. и соотношение симбионтов в них. Видовые особенности // Хвойные бореальной зоны. 2013б. Т. XXXI. № 1–2. С. 57–65.
- Веселкин Д. В. Соотношение объемов гриба и древесных тканей в эктомикоризных корнях хвойных // Лесоведение. 2015. № 2. С. 140–146.
- Еропкин К. И. Мицелиальные чехлы и их взаимосвязь с формами микоризного окончания хвойных // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь: Пермск. гос. ун-т, 1977. С. 78–81.
- Загирова С. В. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 108 с.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Под ред. К. С. Бобковой и Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Леса Республики Коми / Под ред. Г. М. Козубова и А. И. Таскаева. М.: Дизайн, 1999. 332 с.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Семенова Л. А. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск: Ин-т леса Карельск. филиала АН СССР, 1980. С. 103–132.
- Сизоненко Т. А. Сезонная динамика флуоресцентной активности и структуры эктомикориз ели сибирской в условиях средней тайги // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. Вып. 5. С. 297–304.
- Сизоненко Т. А., Загирова С. В. Структура и рост микоризных корневых окончаний сосны обыкновенной в условиях средней тайги // Лесоведение. 2011. № 4. С. 61–67.
- Сизоненко Т. А., Загирова С. В. Сезонная динамика строения эктомикориз *Picea obovata* в средней тайге // Экология. 2012. № 2. С. 102–105.
- Сизоненко Т. А., Загирова С. В. Определение физиологической активности различных типов сосны обыкновенной методом флуоресценции // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. Вып. 3. С. 191–195.
- Скупченко В. Б. Вибрационная микротомия мягких тканей // Новые научные методики Коми филиала АН СССР. Сыктывкар: Изд-во Коми филиала АН СССР. 1979. Вып. 2. 56 с.
- Цельникер Ю. Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоя // Лесоведение. 2005. № 6. С. 11–18.
- Шумилова Л. С. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1962. 440 с.
- Юдин Ю. П. Темнохвойные леса // Производительные силы Коми АССР. Т. 3. Ч. 1. Растительный мир. М.; Л., 1954. С. 42–126.
- Bhupinderpal-Singh N. A., Lofvenius M. O., Hogberg M. N., Mellander P. E., Hogberg P. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year // Plant Cell Environ. 2003. V. 26. P. 1287–1296.
- Clinton B. D., Vose J. M. Fine root respiration in mature eastern white pine (*Pinus strobus*) in situ: the importance of CO₂ in controlled environments // Tree Physiol. 1999. V. 19. P. 475–479.
- Coleman M. D., Dickson R. S., Isebrands J. G., Karnosky D. F. Root grown and physiology of potted and field-grown trembling aspen exposed to tropospheric ozone // Tree Physiol. 1996. V. 16. P. 145–152.
- Gansert D. Root respiration and its importance for the carbon balance of beech saplings (*Fagus sylvatica* L.) in a montane beech forest // Plant & Soil. 1994. V. 167. P. 109–119.
- Lundgren B. Fluorescein diacetate as a stain of metabolically active bacteria in soil // Oikos. 1981. V. 36. P. 17–22.
- Matsuda Y., Noguchi Y., Ito S. Ectomycorrhizal fungal community of naturally regenerated *Pinus thunbergii* seedlings in a coastal pine forest // J. For. Res. 2009. V. 14. P. 335–341.
- Noland T. L., Mohammed G. H. Fluorescein diacetate as a viability stain for tree roots and seeds // New Forest. 1997. V. 14. P. 221–232.
- Pigott C. D. Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils // New Phytologist. 1982. V. 92. N. 4. P. 295–304.
- Pregitzer K. S., King J. S., Burton A. J., Brown S. E. Response of tree fine roots to temperature // New Phytologist. 2000. V. 147. P. 105–115.
- Ritter T., Kottke I., Oberwinkler F. Nachweis der Vitalität von Mykorrhizen durch FDA-Vitalfluorochromierung // Biol. Unser. Zeit. 1986. V. 16. P. 179–185.
- Ryan M. G., Lavigne M. B., Gower S. T. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate // J. Geophys. Res. 1997. V. 102. P. 28,871–28,883.

Qian X. M., Kottke I., Oberwinkler F. Influence of liming and acidification on the activity of the mycorrhizal communities in a *Picea abies* (L.) Karst. stand // *Plant & Soil*. 1998. V. 199. P. 99–109.

Veselkin D. V. Anatomical structure of ectomycorrhiza in *Abies sibirica* Ledeb. and *Picea obovata* Ledeb.

under conditions of forest ecosystems polluted with emissions from copper-smelting works // *Rus. J. Ecol.* 2004. V. 35. N. 2. P. 71–78.

Wahl S., Ryser P. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses // *New Phytologist*. 2000. V. 148. P. 459–471.

SEASONAL DYNAMICS OF STRUCTURE AND FUNCTIONAL ACTIVITY OF ECTOMYCORRHIZAL ROOTS OF THE SIBERIAN FIR

T. A. Sizonenko

*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
Kommunisticheskaya str., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation*

E-mail: tvor.83@mail.ru

The aim of our work was to study seasonal dynamics of the Siberian fir *Abies sibirica* Ledeb. ectomycorrhizal morpho-anatomical structure, respiration rate and fluorescence. The study was carried out in the bilberry-sphagnum spruce forest in the middle taiga of the Komi Republic, Russia. The morpho-anatomical structure and fluorescence parameters were studied by light and luminescence microscopy. Thin root respiration was studied in intact fine roots in the field using an infrared gas analyzer. 12 subtypes of fungal mantels were revealed in ectomycorrhizal fir roots; their amount and composition demonstrated seasonal dynamic changes. At the beginning vegetation stage, the diversity and proportion of pseudoparenchymatous and double covers were maximal. Plant component of ectomycorrhizae that includes cortical parenchyma and stele had high activity of fluorescence during the entire vegetation period. The dynamics of staining of fungal component (fungal mantel and Hartig net) was more contrasting. The highest fluorescence intensity of cortical parenchyma was found in ectomycorrhizae with maximal fungal mantel thickness. High proportion of tannin cells in cortical parenchyma was related with low intensity of fungal mantel and Hartig net fluorescence. During vegetation season, maximal amount of intensively strained ectomycorrhizal elements occurred in July and unstrained – in June and August. Relation between fine roots respiration and an increase of brightly strained ectomycorrhizal structural elements in fir roots was not statistically significant. Root CO₂-emission was lower in May and September in comparison with summer months. For respiration rate of fir fine roots we found its strong positive correlation with the litter temperature.

Keywords: *ectomycorrhiza, Siberian fir, seasonal dynamics, fluorescence, morpho-anatomic structure, respiration, middle taiga, Komi Republic, Russia.*

How to cite: *Sizonenko T. A. Seasonal dynamics of structure and functional activity of ectomycorrhizal roots of the Siberian fir // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2017. N. 6: 110–119 (in Russian with English abstract).*