

УДК 574.47

**ЭКТОМИКОРИЗНЫЕ АССОЦИИ СОСНЫ СИБИРСКОЙ PINUS SIBIRICA DU TOUR
КАК БИОТИЧЕСКИЙ ФАКТОР УСТОЙЧИВОСТИ КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ**

О.Б. Вайшля, К.С. Карбышева, Н.С. Москвитина, *А.Е. Нурлаби

Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

**Казахский агротехнический университет им. С. Сейфуллина, Астана, Республика Казахстан*

В Российской Федерации покрытые лесом земли составляют 717,7 млн. га. Самые большие площади заняты хвойными лесообразующими породами: 504,3 млн. га, из них насаждения лиственницы составляют 261,4 млн. га; сосны – 115,2; ели – 74,6; кедра – 38,8 и пихты – 14,2 млн. га [4]. Хорошо известна обязательная микотрофность этих видов хвойных [10–11]. Эктомикоризы – это симбиотические органы, образованные мицелием почвенных грибов и корнями высших сосудистых растений. Устойчивость биогеохимических циклов углерода, азота и фосфора в бореальных лесных экосистемах во многом обеспечивается именно микотрофностью деревьев, поскольку посредством данного микробно-растительного симбиоза углерод, получаемый биотрофными грибами в обмен на мобилизованные питательные элементы, перераспределяется в почвенную среду.

Исследование посвящено сосне сибирской кедровой (*Pinus sibirica* Du Tour), относящейся к растениям-эдикаторам лесных экосистем и являющейся высокомикотрофным растением, которое при отсутствии микоризы не растет и не развивается [1, 4].

У рода *Pinus* описано несколько типов микотрофных симбиотических ассоциаций: эктотрофные микоризы, эктэндотрофные и псевдомикоризы. В отечественных источниках существует описание эктомикориз кедров, которые подразделяются на войлочную-пушистую, булабовидную, шнуровидную и нитчатую [2]. Продолжая эти исследования микосимбиотрофизма, И.А. Селиванов выделял тип эумицетных хальмофаговых эктомикориз с плектенхиматическим и псевдопаренхиматическим чехлами, а также их подтипы [5]. Согласно Р. Агереру, при исследовании эктомикориз необходимо учитывать комплекс морфологических и анатомических признаков – таких, как характер ветвления, цвет окончания, особенности поверхности мантии, наличие и параметры внешнего мицелия [6]. Характеристики внешнего мицелия чехла эктомикориз определяют «трофическую стратегию» – *exploration type*. Под данным термином подразумевается определенная стратегия зондирования, получения и доставки растению питательных веществ грибным симбионтом. Считается, что *exploration type* эктомикориз зависит от видовой принадлежности грибного партнера [7–9].

Сосна сибирская – это коренная порода темнохвойной тайги Сибири, в прошлом широко распространенная в европейской части России. Потепление и развитие широколиственных лесов вызвало сокращение ареала этого вида, и к настоящему времени сибирский кедр *Pinus sibirica* Du Tour, тем не менее, растет на большой территории России от Тиманского кряжа до Монголии и Китая [3]. Алтай является наиболее молодой системой гор Южной Сибири, разделенных эрозионно-денудационными и ледниковыми процессами на отдельные хребты, массивы и межгорные котловины. Это самая высокая часть Алтае-Саянской горной системы на юге Сибири. Как продолжение кедровых лесов Алтая, встречается сосна кедровая и в северо-восточной части Казахстана. Особый интерес в смысле благополучности биотопа представляет изучение микоризного сообщества в припоселковых кедровниках – окультуренных участках леса на плодородных долинных и заболоченных почвах, за которыми бережно ухаживают местные жители, начиная с момента заселения этой территории. В Западной Сибири самые ценные и большие массивы этих уникальных лесных экосистем расположены на севере Кемеровской и юге Томской области, где выполнено данное исследование. На территории Западной Сибири и Казахстана анализ микотрофности *P. sibirica* ранее не проводился, для этого вида до сих пор полностью не определены все грибные симбионты и применяемые ими "трофические стратегии" [10, 12].

Целью работы являлось изучение разнообразия морфотипов эктомикоризных ассоциаций подроста *Pinus sibirica* в лесных биотопах Горного Алтая и равнинных лесах южной и средней тайги Западной Сибири, различающихся по степени антропогенной нагрузки.

В течение летнего периода 2009–2018 гг. исследовали восемь лесных биотопов, удаленных на значительном расстоянии друг от друга, отличающихся высотностью над уровнем моря и типом тайги, а также характеризующихся разной антропогенной нагрузкой. В Горном Алтае исследованы эктомикоризы кедров на горном склоне около водопада Эстюба; просека ЛЭП – вырубка трехлетней давности у поселка Кебезень с высокой инсоляцией подростов; перевал Обога, самая высокая точка из всех мест сбора подростов кедров, расположенная на высоте 1270 м над уровнем моря, где сосредоточены самые крупные запасы древесины Горного Алтая (268 м³/га). В Томской области изучен подрост кедров из лесных биотопов южной и средней тайги. Калтайское лесничество считается оптимумом произрастания кедров. Темерчинское лесничество – это сосновый разнотравно-зеленомошный лес с подростом кедров и березы, несет следы последствий былых рубок, лесных пожаров, вблизи дорог наблюдается вытаптывание подстилки. Почва – подзол альфегумусовый. Припоселковый кедровник деревни Лоскутово – это кедровый разнотравный лес, иногда переходит в пихтово-кедровый. Во многих местах наблюдается деградация травянистого яруса в результате антропогенного воздействия и захламленность. Почвенный покров представлен серыми глубоко оподзоленными почвами. Припоселковый кедровник деревни Зоркальцево – это кедровник мелкотравный, здесь наблюдается сочетание антропогенных факторов: механические повреждения ствола при заготовке кедрового ореха, вытаптывание подстилки, уплотнение поверхностных горизонтов и разрушение структуры почвы; биотических факторов – дереворазрушающих грибов *Phaeolus schweinitzi* и *Phellinus pini*, гнилевые болезни, переносчиком которых является рыжий сосновый пилильщик *Neodiprion sertifer* Geoffr. и абиотических факторов – воздействие сильных ветров. Почва темно-серая лесная. Александровское лесничество отличается от других мест сбора образцов по Томской области северной широтностью и представлено биотопами черневой тайги.

Сеянцы кедра извлекали из почвы с максимально ненарушенной корневой системой. Образцы заворачивали в алюминиевую фольгу и хранили в лаборатории при температуре плюс 4 градуса по Цельсию. Корни промывали проточной водой, резали на отрезки 3–5 см, эктомикоризные окончания отделяли под лупой пинцетом и ножницами. Для морфологического и анатомического исследования отбирали живые, функционирующие эктомикоризы. Морфотипирование проводили по системе DEEMY при помощи бинокулярного микроскопа Zeiss Stemi 2000-C с камерой AxioCam ER 5s, на основании характера ветвления, цвета эктомикоризного окончания, особенностей поверхности мантии, наличия или отсутствия внешнего мицелия и ризоморф [6]. В каждом исследуемом лесном биоценозе было собрано и обработано не менее 100 семян сосны сибирской. Результаты измерений длины хвои, стебля, главного корня, количества поглощающих и микоризованных корней по каждому месту произрастания заносили в протоколы, корневую систему этикетировали и помещали в 70 % этанол для изучения морфотипов эктомикориз (ЕсМ) и выделения ДНК. Известно, что ростовые параметры зависят от стадии онтогенеза древесной породы, поэтому для полноты получения данных и удобства проведения статистической обработки весь зафиксированный подрост был разделен на четыре возрастные группы: I возрастная группа (1–3 года); II возрастная группа (4–7 лет); III возрастная группа (8–14 лет); IV возрастная группа (15 лет и более). Возраст сеянцев определяли при помощи прибора «LinTab-6 Tree-ring Station» (Германия), а также при помощи методики ретроспективного анализа по следам мест заложения почек на стебле. В течение года побеги закладываются метамерно: раз в год закладываются на побеге три зоны: зона стерильных катафилов, зона брахибластов и зона ауксибластов. Соответственно, можно узнать возраст сеянца, подсчитав количество метамеров. Первый год отсчитывали от зоны гипокотилия. Обработку данных проводили с помощью программы Excel пакета Microsoft Office.

В течение десяти лет мы описали 42 различных типа эктомикоризных окончаний, образованных грибами-макромицетами, основываясь на данных атласа Р. Агерера (Таблица 1). Некоторые макромицеты удалось выделить из эктомикоризных окончаний и ввести в культуру. На основе многолетних наблюдений – сбора плодовых тел рядом с кедром, их идентификации по микро- и макропризнакам и сравнении с литературными данными, по ITS-идентификации грибных симбионтов из эктомикориз кедра, мы составили список эктомикоризообразующих макромицетов для сосны сибирской, который включает 67 видов [12]. В изученных лесных биоценозах наиболее распространенными во всех биотопах оказались морфотипы № 25, 45, 54, 57, 118.

Некоторые из них приурочены к конкретному местообитанию кедра: например, типы эктомикориз № 47, 48, 112 встретились только на склоне горы около водопада Эстюба. Наиболее экзотические, редко встречающиеся типы эктомикориз были обнаружены нами в тех лесных биоценозах, где по той или иной причине рост кедра лимитирован. Так, на территории Республики Алтай материал был собран на скалистом склоне около водопада Эстюба, где толщина почвенного слоя очень мала. Территория Иогачского лесничества, где происходил основной сбор материала, по количеству выпадающих осадков – это один из наиболее увлажненных районов Горного Алтая. В среднем здесь выпадает за год 700–750 мм осадков, по долинам рек Уймень, Кара-Кокша – до 950, а в отдельные годы – и до 1120 мм. На распределение осадков большое влияние оказывают высота и расположение хребтов. Так на побережье Телецкого озера выпадает осадков: в Артыбаше – 850 мм, в Яйлю – 840, в Бея – 500, а в Балыкче – 400 мм, хотя расстояние между этими пунктами не превышает 50 км. Для гор характерным является понижение температуры воздуха в среднем на 0,7 градусов по Цельсию с поднятием на каждые 100 метров, при одновременном увеличении количества осадков. На территории Томской области Зоркальцевский кедр характеризуется высокой антропогенной нагрузкой вследствие неконтролируемого сбора кедрового ореха местным населением. Максимальное количество редких морфотипов эктомикориз отмечено в Александровском лесничестве в месте произрастания с высокой инсоляцией и повышенным увлажнением. Возможной причиной этого является избыточное увлажнение почвы. Основная роль микориз – это доставка воды с растворенными минеральными элементами. Как правило, эту функцию выполняют, так называемые, «long distance morphotypes» эктомикориз. Александровские варианты собраны на границе леса и болота, где в почве много влаги – по-видимому, в этом случае в симбиотические отношения вступают другие виды грибов и, соответственно, формируют другие типы микоризных окончаний.

Таблица 1 – Встречаемость различных морфотипов эктомикориз сосны сибирской в лесных экосистемах Горного Алтая и Западной Сибири (указана высота над уровнем моря)

Морфотип эктомикоризной ассоциации	Горный Алтай Перевал Обого, 1270 м	Горный Алтай Пос. Кебезень, 410 м	Горный Алтай Водопад Эстюба, 435 м	Томск Зоркальевский кедровник, 115 м	Томск Калтайское лесничество, 119 м	Томск Лоскутовский кедровник, 127 м	Томск Темерчинское лесничество, 121 м	Томск Александровское лесничество, 47 м
M32								+
M39				+				
M47			+					
M48								+
M55			+					
M68				+				
M72				+				
M91					+			
M95								+
M98								+
M109								+
M112			+					
M113								+
M117								+
M12	+	+		+	+		+	+
M13	+	+		+		+		+
M27		+	+	+	+		+	+
M30		+			+	+	+	+
M31		+	+	+	+			+
M33		+		+		+		+
M35	+			+		+	+	+
M38	+		+	+	+			+
M44		+				+		+
M53			+		+	+	+	
M59		+		+		+		
M67			+			+		+
M74		+		+		+		+
M76	+	+	+	+	+		+	
M78	+	+	+	+	+	+	+	
M81		+						+
M85	+	+		+	+			
M92	+			+		+	+	
M96					+			+
M101	+	+		+	+	+	+	+
M118			+	+	+	+		
M119					+	+	+	+
M124		+			+	+	+	+
M25	+	+	+	+	+	+	+	+
M26	+	+	+	+	+	+	+	+
M45	+	+	+	+	+	+	+	+
M57	+	+	+	+	+	+	+	+
M54	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. Красным цветом выделены морфотипы, которые встретились только в одном лесном биоценозе; синим цветом – типы эктомикориз, обнаруженные во всех лесных биоценозах

Показано, что для оценки эффекта микотрофности сосны сибирской по индексу микоризации наиболее информативным является морфометрический показатель «длина хвои». Во всех возрастных группах обнаружена обратная зависимость между данным параметром и индексом микоризации, что может быть связано с перераспределением потока углеводов на нужды фотосинтетического аппарата, а не на поддержание симбиотических отношений с грибом-макромицетом.

Максимальные значения индекса микоризации обнаружены у подроста второй возрастной группы 4–7 лет в неблагоприятных условиях произрастания кедра: у поселка Кебезень в Горном Алтае и в Зоркальцевском лесничестве Томской области. В данной возрастной группе хорошо заметны различия длины стебля между Томской областью и Республикой Алтай (Таблица 2).

Максимальная длина зафиксирована в лесном биотопе в районе перевала Обого, а минимальная в Александровском лесничестве. Возможно, это объясняется разностью в высотности места сбора материала: перевал Обого располагается на высоте 1270 м над уровнем моря, пос. Кебезень – на высоте 410 м, Калтайское лесничество – 119 м, Зоркальцевский кедрч – 115 м, Александровское лесничество – 47 м над уровнем моря.

Таблица 2 – Показатели микотрофности семян сосны сибирской II возрастной группы в южной и средней тайге Томской области и лесных биоценозах Алтая

Изученные лесные биоценозы	Средние морфологические показатели		Количество микоризованных корней, %	Значение индекса микоризации
	Длина стебля, мм	Длина хвои, мм		
Перевал Обого	239 ± 39,03	54,0 ± 6,12	28	0,32
Поселок Кебезень	183 ± 12,64	50,3 ± 9,48	38	0,36
Зоркальцевское лесничество	147 ± 22,78	49,6 ± 6,34	44	0,42
Калтайское лесничество	173 ± 26,24	61,8 ± 8,67	39	0,36
Александровское лесничество	111 ± 10,03	45,7 ± 6,61	26	0,32

Установлено, что в третьей возрастной группе 8–14 лет значения показателя «длина стебля» увеличиваются от Алтая до Томской области, а параметр «количество микоризованных корней» уменьшается, что объясняется разными почвенными и климатическими условиями горных и равнинных лесов Западной Сибири. Для первых трех возрастных групп (до 15 лет) показано наибольшее разнообразие эктомикоризных окончаний и, соответственно, их трофических специализаций, что позволяет дереву быстро реагировать на изменения условий его произрастания.

Таким образом, микотрофность сосны сибирской является важнейшим биотическим фактором благополучности лесных биоценозов. Наиболее разнообразные, экзотические типы эктомикориз обнаружены в местах с лимитирующими факторами роста кедра: на территории Республики Алтай – около водопада Эстюба на каменистой почве; в Томской области – в антропогенно измененном Зоркальцевском кедрч. Максимальное количество редких морфотипов эктомикориз отмечено в Александровском лесничестве Томской области в месте произрастания с высокой инсоляцией и повышенным увлажнением.

Исследование выполнено при поддержке «Программы повышения конкурентоспособности Томского государственного университета», по проекту РФФИ № 15–29–02588 «Биота микоризообразующих макромицетов сосняков и кедровников Томской области и их экосистемная роль»; по гранту ФЦП № II-706 "Оценка микотрофности и бактериальной биоты ризосферы хвойных в лесных экосистемах Западной Сибири"; по проекту № ИРН-BR06249252 Целевой программы Республики Казахстан «Микоризные макромицеты основных лесообразующих пород Центрального и Северо-Восточного Казахстана и их использование для искусственной микоризации семян лесных древесных пород».

ЛИТЕРАТУРА

1. Данченко А.М., Бех И.А. Кедровые леса Западной Сибири. Томск: Томский государственный университет, 2010. 424 с.
2. Иванова Р.Н. Кедр сибирский. Иркутское книжное издательство, 1958. С. 40.
3. Киреев Д.М. Лесное ландшафтоведение: текст лекций. СПб: СПбЛТА, 2002, С 109.
4. Парамонов Е.Г. Хвойные на юге Западной Сибири: монография / Е.Г. Парамонов. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2011. 329 с.
5. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. С. 35
6. Agerer R.R. 1998, DEEMY, a DELTA-based system for characterization and Determination of EctoMYcorrhizae.

7. Agerer R. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycological Progress*, 2006, Vol. 5, pp. 67–107.

8. Kõljalg U., Nilsson R.H., Abarenkov K. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, 2013. Vol. 22, pp. 5271–5277.

9. Lileskov E.A., Hobbie E.A., Horton T.R. Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal ecology*, 2011. Vol. 4, pp. 174–183.

10. Roman, M.A. revision of the descriptions of ectomycorrhizas published since 1961 / M. Roman, V. Claveria, M. Miguel. *Mycology research*, 2005. Vol. 109 (10), pp. 1063–1104.

11. Smith S.E., Read D.J. *Mycorrhizal symbiosis*. 3rd ed. San Diego, Calif. 2008. 800p.

12. Tedersoo L., May T.W., Smith M.E. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, 2010. Vol. 20, pp. 217–263.

13. Vaishlya O.B., Kudashova N.N., Gashkov S.I., Karbysheva K.S., Bakhtinskaya I.A. First list of macromycetes forming ectomycorrhizas in cedar and pine forests of Tomsk region of West Siberia. *International Journal of Environmental Studies*, 2017. Vol. 74 (5), pp. 752–770. DOI: 10.1080/00207233.2017.1294422
