

Ж. Г. Тарасова

КОНСОРТИВНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В МИКОРИЗАХ СОСНЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ПОЧВЕННОГО ПИТАНИЯ

Взаимоотношения между почвой и высшим растением осуществляются в зоне ризосферы при активном участии или непосредственно через микроорганизмы и грибы, в том числе микоризообразующие, преобразующие органические и минеральные соединения, находящиеся в почве, или выделяющие биологически активные соединения, усваиваемые либо высшим растением, либо изменяющие почвенную среду в ризосфере. Поэтому изучение корневого питания растений должно рассматриваться только во всем биотическом комплексе, во взаимоотношении ценообионтов как между собой, так и с почвой. Только такой подход позволит вскрыть консортивные связи биогеоценоза и найти пути более активного и целенаправленного воздействия на растения.

В последние годы микоризологи все чаще обращаются к сельскохозяйственным и лесным культурам, стараясь найти новые пути их продуктивности путем воздействия на консортивные взаимоотношения симбионтов микоризы. В природных фитоценозах консортивные взаимоотношения складывались в течение длительной эволюции и взаимного приспособления консортов. Сложившиеся отношения поддерживаются, по-видимому, присущими каждой природной системе механизмами саморегуляции. Однако при вмешательстве человека в природные фитоценозы или при создании искусственных ценозов регулирующие возможности природы становятся недостаточными для восстановления нарушенного равновесия и вся система может измениться или даже распасться. По-видимому, именно этим можно объяснить неоднозначность и разноречивость результатов, полученных исследователями при изучении микотрофии в искусственных насаждениях и посевах растений в различных почвенно-климатических условиях. Так, ряд исследователей (1, 3-8) наблюдали случаи отсутствия или отрицательного влияния микоризы на рост древесных растений.

Экспериментальное изучение микотрофии в настоящее время в СССР развернулось в Госспединституте г. Перми, где создано новое фенологическое направление исследований микоризы под руководством проф. И. А. Селиванова (2).

Консортивные связи между микоризными грибами и высшими растениями нами изучались на сосне обыкновенной, крымской, эльдарской и Банкса.

Материал и методика исследований. При изучении кон-

сортивных взаимоотношений нами использовались косвенные методы – сравнение показателей роста и состояние высшего растения при изменении степени микоризообразования в различной почвенной среде, в том числе и при внесении минеральных удобрений. Исследования проводились в стационарных вегетационных опытах.

Целью исследований было выявление не только характера микоризообразования у сосны в зависимости от типа почвы и применения минеральных удобрений, но и влияния степени микоризообразования на рост и состояние различных видов сосны в той или иной почвенной среде, т.е. степень микотрофности растений.

В качестве субстратов в опытах с искусственной микоризацией использовалась различная почва (полупустынная сероземная из окрестностей Ереванского ботанического сада, горно-степная черноземная из окрестностей г. Севан и горно-лесная каштановая – из Кировакана), взятая с участков, лишенных древесной растительности. В качестве контроля служила простерилизованная паром и необработанная почва (для изучения возможности спонтанного микоризообразования). Субстраты отличались по химическому составу и физическим показателям (табл. 1).

В качестве инокулума при искусственной микоризации почвы служила почва из-под насаждений сосны, произрастающих поблизости от тех пунктов, где брался субстрат. В контроль вносилось такое же количество простерилизованной паром микоризной земли.

Семена различных видов сосны, обработанные в течение часа 0,1% раствором марганцевокислого калия, высевались в предварительно прогареные и заполненные одним из субстратов гончарные вазоны (по 20 штук в вазон). После появления всходов производилось прореживание, в каждом сосуде оставлялось по 10 наиболее развитых сеянцев. Влажность почвы поддерживалась на уровне 60% от полной влагоемкости путем ежедневного полива по весу. Учет результатов опыта производился в конце второй вегетации. Растения осторожно извлекались из почвы, корни отмывались на системе сит, микоризные корешки отделялись и все органы растения высушивались до постоянного веса и взвешивались на торционных весах.

Влияние минеральных удобрений на микоризообразование сосны крымской изучалось также в вегетационном опыте, в котором субстратом служили песчаные донные отложения оз. Севан. В сосуды, имеющие форму обратной четырехгранной пирамиды, засыпали субстрат и вносили минеральные удобрения в различных дозах (из расчета 30, 60 и 120 кг/га действующего начала). Количество удобрений для внесения в каждый сосуд рассчитывалось в соответствии с площадью поверхности почвы в нем. Из минеральных удобрений использовались азотнокислый аммоний (34%), калийная соль (40%) и суперфосфат (18,5%). Учет опыта проводился в конце второй вегетации, однако количество микоризных окончаний определялось не взвешиванием, а подсчетом под бинокулярной лупой. Для этого сосущие корни отделялись, из них бралась навеска в 0,2 г и в ней подсчитывалось число разных форм микориз. Затем делался пересчет на всю корневую систему. Длина проводящих корней измерялась с помощью миллиметровой бумаги. Все части расте-

Характеристика почв, используемых в опытах по микоризации сеянцев сосны

Почвы	Содержа- ние гумуса, %,	Содержание в мг/100 г почвы				Мг/экв.абс. сухой почвы		Гигроскоп. влажность, %,	рН вод- ный
		CO ₂	NO ₃	P ₂ O ₅	K ₂ O	Ca	Mg		
Полупустынная сероземная	1,06	1,72	0,48	1,46	41,0	20,51	7,92	3,75	8,5
Горно-степная черноземная	3,01	1,16	4,48	1,2	38,0	30,90	10,86	6,71	8,3
Горно-лесная каштановая	4,46	0,50	4,48	3,33	34,0	29,50	10,17	6,32	7,1

ния высушивались и взвешивались на торзионных весах, затем вычислялась микоризообеспеченность хвои (число микориз приходящееся на 1 г сухого веса хвои), плотность микориз (число микориз на 1 см длины проводящих корней).

Коэффициент микотрофности определялся по соотношению прибавки микоризных корней к прибавке сухого веса сеянцев, выраженному в процентах.

Обсуждение результатов. Сравнение микоризных и немикоризных корней (выращенных в стерильной почве) сеянцев различных видов сосны показывает (табл. 2), что у микоризных сеянцев сухой вес значительно превосходит таковой немикоризных растений, особенно большие различия отмечаются у сосны Банкса (130–311%) и менее всего – у сосны эльдарской. Наибольшие различия в сухом весе микоризных и немикоризных сеянцев у всех видов сосны проявляются в горно-степной черноземной почве, наименьшие – в полупустынной сероземной.

Вычисление коэффициента микотрофности показало, что различные виды сосны обладают неодинаковой степенью микотрофности в различных почвах. Наиболее микотрофной является сосна Банкса, а наименее – сосна эльдарская. Один и тот же вид в различных почвах проявляет различную степень микотрофности: сосна эльдарская наиболее микотрофна в сероземной почве и менее всего – в каштановой, сосна обыкновенная самую высокую микотрофность проявляет в полупустынной сероземной почве и самую низкую – в горно-степной черноземной, сосна Банкса, соответственно, в лесной каштановой и горно-степной черноземной. Отмеченные различия, по-видимому, связаны с экологическими потребностями каждого вида и с содержанием в почве гумуса. Последнее, очевидно, определяет количество микоризы на корнях. Так, в каштановой лесной почве, где процент гумуса самый высокий, высокомикотрофные виды сосны образуют наиболее обильную микоризу.

Опыт искусственной микоризации почвы показал (табл. 3), что рост различных видов сосны и их микоризность изменяются по-разному. Так, в горно-степной черноземной и горно-лесной каштановой почвах, отличающихся высоким содержанием гумуса, увеличение числа микориз на корнях сосны эльдарской вызывает повышение сухого веса последних, а в полупустынной сероземной почве усиление микоризообразования под действием искусственной микоризации сопровождается снижением веса растений.

При одной и той же степени микотрофности (сосна Банкса) вес растений в различной почве неодинаковый. По-видимому, это связано с различием активности (а, возможно, степенью вредоносности) микориз в различной почве.

Процентное отношение прибавки микоризных корней к прибавке сухого веса хвои (коэффициент микотрофности растений) показывает, что в различной почве у одного и того же вида и у разных видов в одной и той же почве коэффициент микотрофности неодинаковый. Так, наиболее микотрофной в сероземной почве является сосна Банкса, а сосна эльдарская здесь имеет отрицательную микотрофность, поскольку при увеличении степени микоризности снижается сухой вес сеянцев. В гор-

Таблица 2

Микотрофность некоторых видов сосен в различных почвах естественного плодородия

Показатели	Полупустынная сероземная почва			Горно-степная черноземная почва			Горно-лесная каштановая почва		
	1	П	Ш	1	П	Ш	1	П	Ш
Сухой вес сеянцев, мг:									
микоризных	720	260	127	678	404	176	761	468	173
безмикоризных	639	164	55	173	96	60	590	185	42
Прибавка сухого веса у микоризных сеянцев, мг	<u>63</u> 10	<u>96</u> 59	<u>72</u> 130	<u>506</u> 292	<u>308</u> 292	<u>116</u> 193	<u>171</u> 29	<u>283</u> 60	<u>131</u> 311
Количество микоризных корешков, мг	9	20	38	39	41	42	2	59	120
Коэффициент микотрофно- сти (отношение количес- тва микоризных корней к прибавке сухого веса, %)	14	21	39	8	13	36	1	21	92

Примечание. 1 – сосна эльдарская, П – сосна обыкновенная, Ш – сосна Банкса. В знаменателе прибавка сухого веса сеянцев, а в числителе – в % от веса безмикоризных сеянцев.

Таблица 3

Влияние степени микоризности сеянцев на сухой вес растений
сосны и их микотрофность в различной почве при искус-
ственной микоризации

Вид	Показатели	Вид сосны									
		1			П			Ш			
		A	B	A-B	A	B	A-B	A	B	A-B	
1	Кол-во микориз- ных корней, мг	157	177	20	80	342	262	89	190	101	
	Сухой вес сеян- цев, мг	640	550	-90	206	740	534	397	619	222	
	Коэффициент ми- котрофности		-22				49			45	
	Кол-во микориз- ных корней, мг	77	79	2	47	196	149	70	138	68	
П	Сухой вес сеян- цев, мг	260	340	120	267	473	206	232	371	139	
	Коэффициент ми- котрофности		1,7				72			50	
Ш	Кол-во микориз- ных корней, мг	1	17	16	4	10	6	6	150	144	
	Сухой вес сеян- цев, мг	50	96	46	72	91	19	97	481	384	
	Коэффициент ми- котрофности		35			32				38	

Примечание. 1 - сосна эльдарская, П - сосна обыкновенная, Ш -
сосна Банкса. А - контроль, Б - искусственная ми-
коризация.

но-степной черноземной почве наивысшей степенью микотрофности об-
ладает сосна обыкновенная, а наименьшей - сосна Банкса.

Различия в степени микотрофности сосны обыкновенной и эльдарской в различных почвах очень велики, в то время как сосна Банкса, обладая меньшей экологической пластичностью, сохраняет степень своей микотрофности в различных почвах примерно на одинаковом уровне.

Сравнение данных табл. 2 и 3 показывает, что при искусственной мицоризации степень микотрофности отличается от условий спонтанного мицоризообразования.

Таблица 4

Влияние минеральных удобрений на микоризообразование, рост и микотрофность сеянцев
сосны крымской в условиях вегетационного опыта

Показатели	Варианты (без удобрений)	NO ₃ кг/га			P ₂ O ₅ кг/га			K ₂ O кг/га		
		30	60	120	30	60	120	30	60	120
Число микоризных окончаний, шт.	182	1257	791	о	1456	1878	3329	525	1038	п
Число псевдомикориз, шт.	23	457	95	о	12	28	254	61	185	о
Сухой вес сеянцев, мг	395	455	350	г	635	480	465	380	440	г
Сухой вес хвои, мг	215	235	150	и	320	270	257	150	225	и
Диаметр корневой шейки, мм	1,4	1,9	1,4	б	1,9	2,1	1,8	2,2	1,6	б
Высота растений, мм	56	48	42	п	52	56	52	42	48	п
Микоризообеспеченность хвои, шт./мг	847	5348	5273	и	4550	7190	12914	3500	4658	и
Микотрофность		18	-13		5	20	45	-23	19	

Сильное воздействие на микоризообразование оказывают минеральные удобрения. Интересные сведения о влиянии микориз на сеянцы сосны в питомниках при внесении минеральных и органических удобрений приводит Шубин (6). Он установил, что увеличение веса сеянцев с повышением обилия на их корнях микориз наблюдается только в почвах естественного плодородия, причем обилие микоризы не всегда адекватно росту растений и зависит от содержания в почве элементов питания. Так, при содержании в ней нитратов до 0,02 мг/100 г, калия — до 8 и фосфора более 10 мг/100 г почвы, вес сеянцев сосны повышается с увеличением степени микоризности. На подзолистой почве, характеризующейся отсутствием растворимых форм азота и калия и низким содержанием фосфора (27,4 мг/100 г), внесение полного минерального удобрения резко снижает количество микоризы и вес сеянцев, а органического удобрения совместно с полным минеральным удобрением или применением только навоза повышало рост сеянцев, хотя количество микоризы уменьшалось по сравнению с контролем.

На свежей вырубке, почва которой была схожа с вышеописанной, внесение фосфора с калием и одного калия резко повышало как микоризность, так и рост сеянцев, а азотное и полное минеральные удобрения снижали микоризообразование, но понижали сухой вес сеянцев. Чистый фосфор не оказывал на микоризообразование влияния, но более чем в 5 раз повышал вес сеянцев.

Наши вегетационные опыты по удобрению сеянцев сосны крымской (табл. 4) показали, что внесение в почву азотного удобрения увеличивает у сеянцев число микориз по сравнению с контролем, однако показатели роста (за исключением диаметра стволиков) при этом увеличиваются при дозе 30 кг/га и снижаются при более высокой дозе. В последнем случае микоризообеспеченность растений резко возрастает и более чем в 6 раз превосходит контроль. Заметно, что с внесением азота сильно возрастает число псевдомикориз, которые отрицательно воздействуют на растения. При дозе 120 кг/га растения погибали, а на корнях у них были обнаружены только псевдомикоризы. Внесение фосфорного удобрения вызывало увеличение числа микориз у сеянцев в 8–18 раз по сравнению с контролем. Показатели роста в удобренных вариантах были также выше, чем в контроле (за исключением роста в высоту), однако высокие дозы фосфора давали меньший эффект, чем низкие. Заметно, что с увеличением дозы фосфора возрастает и микоризообеспеченность хвои. При внесении калийного удобрения также отмечалось усиление микоризообразования, возрастили и показатели роста (кроме диаметра у корневой шейки), и микоризообеспеченность растений, причем доза в 60 кг/га дает более высокие показатели, чем доза в 30 кг/га. При дозе 120 кг/га все растения погибали и на корнях у них были обнаружены только псевдомикоризные и автотрофные корни.

На основе вышеизложенного можно констатировать, что наиболее оптимальные для сосны консортивные отношения в микоризах складываются в почвах естественного плодородия при условии содержания в ней гумуса не менее 3%. Внесение минеральных удобрений и искусственная микоризация почвы могут нарушить эти взаимоотношения как

в пользу грибов, так и высшего растения, в зависимости от характера почвы, формы и дозы минеральных удобрений.

Различные виды сосны в одинаковых условиях произрастания обладают различной степенью микотрофности. Последняя у сосен непостоянна и может изменяться при выращивании в различных почвенных условиях. Высокомикотрофные виды (сосна Банкса) проявляют низкую амплитуду колебания микотрофности в различных условиях произрастания, слабомикотрофные виды (сосна эльдарская) — очень большую.

При внесении минеральных удобрений в песчаные почвогрунты оз. Севан оптимальные для сосны консортивные отношения в мицоризах создаются под влиянием низких доз удобрений, особенно азота и фосфора. Высокие дозы минеральных удобрений вызывают смещение консортивных отношений в пользу грибов, усиление их паразитических тенденций, ведущих к снижению роста грибов.

Повышение степени мицоризности сеянцев улучшает их рост только в условиях достаточного содержания в почве гумуса. На бедной почве стимулирование мицоризообразования должно вестись на фоне внесения перегноя или органических удобрений.

Полезность мицоризы для растений изменяется в различных почвенных условиях вплоть до явного вреда. Чрезмерное мицоризообразование у сеянцев сосны может вызвать задержку роста, а умеренное — повышать накопление сухих веществ в растении. При этом увеличиваются длина хвои и диаметр стволиков, растения получаются более крепкими.

Литература

- Рий В. Ф. Использование удобрений и микотрофности при выращивании сеянцев и саженцев. Автореф. канд. дис., Брянск, 1970. (1).
- Селиванов И. А., Казанцева Л. К., Лекомцева Л. В. Материалы к характеристике микросимбиотрофных связей в некоторых фитоценозах Колво-Вишерского междуречья. Уч. зап. Пермского госпединст., вып. 39, 1966. (2).
- Харпи Дж. Л. Биология мицоризы. В кн.: "Мицориза растений". Изд-во с.-х. литер., М., 1963. (3).
- Шемаханова Н. И. Микотрофия древесных пород. М., изд-во АН СССР, 1962. (4).
- Шубин В. И. Влияние удобрений на мицоризность однолетних сеянцев сосны в питомниках на песчаных почвах. В кн.: "Плодородие почв Карелии", М.-Л., "Наука", 1965. (5).
- Шубин В. И. Мицотрофность древесных пород и ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л., "Наука", 1974. (6).
- Mitschell H. L., Finn R. F., Rosendahl R. O. The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of coniferous seedlings in nursery beds. Black Rock For. Pap. 1, 1937. (7).
- McComb A. L., Griffith J. E. Growth stimulation and phosphorus absorption of mycorrhizae and non-mycorrhizae White Pine and Douglas Fir seedlings in relation to fertilizer treatments. Plant Physiol., 21, 1946. (8)

Ժ.Գ. Տարասովա

ԿՈՆՍՈՐՑԻՎ ՓՈԽՀԱՐԱԲԵՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ՍՈՃԵՆՈՒ ՄԻԿՈՐԻԶԱՆԵ-
ՐՈՒՄ ԿԱԽՎԱԾ ՀՈՂԱՑԻՆ ՍՆՈՒԹՄԱՆ ՊԱՑՄԱՆՆԵՐԻՑ

ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՎԵլ է տարբեր աստիճանի միկորիզագոյացման ազդեցությունը
սոճենու սերմնարույսերի վրա, բնական միկորիզային հողերում, արհեստական
միկորիզացման և հանքային պարարտացման պայմաններում:

Վեր է հանված սոճու տարբեր տեսակների պահանջկոտությունը միկորիզայի հանդեպ
և այդ պահանջկոտության փոփոխումը՝ ելնելով հողային սնուցման պայման-
ներից: Ցույց է տրված, որ միկորիզայի օգտավետությունը բույսերի համար կախ-
ված է ինչպես հողի տիպից և նրա մեջ հումուսի և հանքային սննդանյութերի
պարունակությունից, այնպես էլ սոճենու տեսակից: Չափազանց ուժեղ միկորի-
զագոյացումը կարող է հասցնել մինչև սոճենու սերմնարույսերի աճի վատացման
կամ նրանց չորացման: Պարզաբանված է, որ աղքատ հողերում միկորիզագոյաց-
ման իթանումը պետք է տարվի հումուսի և օրգանական պարարտանյութերի
ֆոնի վրա: Հանքային պարարտանյութերի մեծ դոզաները իշեցնում են միկորի-
զաների ակտիվությունը և թռւացնում բույսերի աճը: Ազոտի և ֆոսֆորի ցածր
դոզաները նպաստում են միկորիզագոյացմանը և սերմնարույսերի աճին: