

УДК 574

## ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У САЖЕНЦЕВ *PICEA ABIES* (L.) H. KARST. ПРИ ПОСАДКЕ ПОД ПОЛОГОМ ДРЕВОСТОЯ В РАЗНЫХ ВАРИАНТАХ ОБРАБОТКИ ПОЧВЫ В ЕЛЬНИКЕ ЧЕРНИЧНОМ ВЛАЖНОМ

А. В. Кикеева\*, Е. В. Новичонок, В. А. Харитонов, А. М. Крышень

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН  
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),  
\*avkikeeva@mail.ru

Проанализированы параметры корневых систем у культур *Picea abies*, высаженных в разных вариантах обработки почвы (необработанная почва, микроповышения и удаление лесной подстилки). Обработка почвы не оказала влияния на общую биомассу корней. Для корневых систем *P. abies* на участках микроповышений отмечены механизмы как экстенсивного, так и интенсивного путей использования почвенных ресурсов (увеличение длины проводящих корней и средней длины корня последнего порядка, площади поверхности корней последнего порядка за счет увеличения диаметра эктэндомикоризы (ЭЭМ) и ее доли среди корней последнего порядка). На участках с необработанной почвой и участках с удаленной лесной подстилкой отмечены сходные значения многих параметров (длина проводящих корней, средняя длина корня последнего порядка, площадь поверхности одной эктомикоризы (ЭМ), общую площадь поверхности детерминированных корней (ПП), процентное соотношение ЭМ, ЭЭМ и корней с нарушенной структурой среди корней последнего порядка, соотношение площадей поглощения ЭМ и ЭЭМ в ПП). Отличия корневых систем у культур *P. abies* на участках с удаленной лесной подстилкой от таковых на участках с необработанной почвой проявляются механизмами интенсификации использования почвенных ресурсов (увеличение диаметра ЭЭМ и плотности корней последнего порядка). Обработка почвы не оказала влияния на формирование ЭМ. При разной интенсивности микоризации ЭМ среди корней последнего порядка на участках с необработанной почвой, микроповышениями и удаленной подстилкой площадь поверхности ЭМ корней не изменяется. Наиболее подверженными изменениям параметрами являются диаметр и интенсивность микоризации ЭЭМ. Все рассмотренные срезы корней последнего порядка имеют признаки эндотрофности.

Ключевые слова: саженцы *Picea abies*; эктомикориза; эктэндомикориза; микроповышение; удаленная лесная подстилка; площадь поверхности; площадь поверхности детерминированных корней

Для цитирования: Кикеева А. В., Новичонок Е. В., Харитонов В. А., Крышень А. М. Особенности развития корневой системы у саженцев *Picea abies* (L.) H. Karst. при посадке под пологом древостоя в разных вариантах обработки почвы в ельнике черничном влажном // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 3. С. 28–41. doi: 10.17076/eco1491

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-00485А и за счет средств на выполнение государственного задания Института леса КарНЦ РАН.

**A. V. Kikeeva\*, E. V. Novichonok, V. A. Kharitonov, A. M. Kryshen'.**  
**FEATURES OF THE ROOT SYSTEM DEVELOPMENT IN *PICEA ABIES* (L.)**  
**H. KARST. SEEDLINGS PLANTED UNDER SHELTERWOOD IN A MOIST**  
**BILBERRY SPRUCE FOREST DEPENDING ON SOIL PREPARATION METHODS**

*Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences*  
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), \*avkikeeva@mail.ru

The effect of soil preparation (no soil preparation (control), mounding, and removal of the humus layer) on the parameters of root systems of *Picea abies* seedlings was analyzed. The soil preparation methods have not influenced the total root biomass. Seedlings growing on mounds demonstrated both extensive and intensive mechanisms of utilizing soil resources (increasing the length of conducting roots and the average length of last-order roots, enlarging the surface area of last-order roots by increasing the diameter of ectendomycorrhiza (EEM) and its share among last-order roots). Many parameters had similar values in the control plots and in the plots with the removed humus layer (length of conducting roots, average length of last-order roots, surface area of one ectomycorrhiza (EM), total surface area of tips (TSA), percentages of EM, EEM, and roots with disturbed structure among last-order roots, the ratio of EM and EEM surface areas in the TSA). The differences between the root systems of *P. abies* seedlings in the plots with removed humus and those in the control are manifest in the intensification of the use of soil resources (by increasing the EEM diameter and the density of last-order roots). The soil preparation methods have not influenced the formation of EM. The surface area of EM in plots with mounding and humus removed did not change versus the control, but the intensity of EM mycorrhization among last-order roots was different. The diameter and the intensity of mycorrhization of EEM were the parameters the most significantly altered by soil preparation. All the examined cross-sections of last-order roots had endotrophic features.

**Keywords:** *Picea abies* seedlings; ectomycorrhiza; ectendomycorrhiza; mixed mounding; removal of the humus layer; root surface area; total tip surface area

For citation: Kikeeva A. V., Novichonok E. V., Kharitonov V. A., Kryshen' A. M. Features of the root system development in *Picea abies* (L.) H. Karst. seedlings planted under shelterwood in a moist bilberry spruce forest depending on soil preparation methods. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;3:28–41. doi: 10.17076/eco1491

**Funding.** The study was supported by RFBR under project #20-04-00485A and funded under state assignment to the Forest Research Institute KarRC RAS.

## **Введение**

Ель европейская (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) являются основными лесообразующими породами в таежной зоне Европы [Caudullo et al., 2016]. Успешное естественное возобновление *P. abies* ограничено сложными условиями прорастания и высокой уязвимостью семян на ранних этапах онтогенеза [Granhuis et al., 2008]. С целью улучшения условий естественной регенерации и при посадке саженцев *P. abies* проводят обработку почвы различными

методами, которые в том числе включают создание микроповышений и удаление подстилки [Соколов, 2006; Granhuis et al., 2008; Nilsson et al., 2010]. Обработка почвы увеличивает приживаемость и рост саженцев в первые годы после посадки как на вырубках, так и под пологом древостоя [Pettersson, Örländer, 2003; Соколов, 2006; Nilsson et al., 2010, 2019; Celma et al., 2019; Novichonok et al., 2020].

Рост растений в бореальных лесах часто ограничен доступностью азота и фосфора [Vitousek, Howarth, 1991; Giesler et al., 2002;

Федорец и др., 2003]. Удаление подстилки снижает содержание доступных для растений питательных веществ в почве, что отрицательно сказывается на росте молодых растений *P. abies* [Шубин, 1973; Nordborg et al., 2003; Nilsson et al., 2019]. Приживаемость растений во многом определяется формированием новых корней, так как контакт корни-почва необходим для поглощения воды и питательных веществ, а водный стресс при пересадке является одной из основных причин гибели саженцев хвойных в первые годы при проведении лесовосстановительных работ на вырубках [Burdett, 1990; Grossnickle, 2005]. Известно, что деревья на всех стадиях развития активно ассоциируются с эктомикоризными грибами для более активного поглощения питательных веществ из почвы [Marschner, Dell, 1994; Brunner, Brodbeck, 2001]. Формирование мутуалистических взаимодействий позволяет древесным растениям занимать доминирующие позиции в лесных экосистемах. Для основных лесобразующих хвойных пород бореальных лесов описано три основных типа микоризованных корней: эктотрофные микоризы, эктоэндотрофные микоризы и псевдомикоризы [Воронина, 2006]. Считается, что при благоприятных естественных условиях формируется эктомикоризный симбиоз (ЭМ). Псевдомикоризы встречаются редко, при нарушении взаимоотношений между растительным и грибным компонентом симбиоза, и могут выступать свидетельством перехода гриба к паразитизму [Адамович, 2018]. Эктоэндомикориза (ЭЭМ) считается возрастной стадией ЭМ или ее видоизменением при неблагоприятных условиях [Селиванов, 1973; Brundrett, 2004]. ЭЭМ-структуры описаны у родов *Pinus* и *Larix* в условиях хозяйственных питомников и в биотопах с нарушенными условиями обитания [Воронина, 2006]. В исследовании [Колмаков, Антонова, 2017] установлен факт проникновения гифов гриба в осевой цилиндр корневых окончаний и обоснован эктэндотрофный характер микоризных ассоциаций *P. abies*. Кроме того, отмечено значение эктэндотрофности в качестве адаптивного механизма [Колмаков, Антонова, 2021].

Исследования по влиянию обработки почвы на развитие корневой системы единичны, и все они были проведены на вырубках. В работе шведских исследователей [Nordborg et al., 2003] отмечается, что темпы роста корня более важны для поглощения элементов минерального питания, в частности азота, чем минерализация почвы и конкуренция с

растительностью. Исследования латвийских коллег [Celma et al., 2019] показали, что у саженцев *P. abies* при посадке на микроповышения формируется более глубокая корневая система. В то же время комплекс абиотических (качество и количество света, температура и влажность воздуха и почвы) и биотических (конкуренция, взаимодействия) факторов под пологом древостоя существенно другой по сравнению со сплошной вырубкой. Также до настоящего времени остается неясным вопрос о том, каким образом различные формы микрорельефа влияют на формирование тонких корней и развитие микоризы. Отсутствие таких данных не позволяет в полной мере использовать имеющиеся результаты для интерпретации причин положительного влияния микрорельефа на восстановление и рост саженцев ели.

Целью наших исследований была оценка влияния обработки почвы (микроповышения и удаленной лесной подстилки) на развитие корневой системы и формирование микоризы у саженцев *P. abies* под пологом древостоя в условиях спелого ельника черничного влажного.

## Материалы и методы

Исследование проведено в подзоне средней тайги в европейской части России (61°51' с. ш. 33°54' в. д.). Климат в районе исследования относится к атлантико-арктической зоне умеренного пояса. Среднегодовая температура воздуха в районе исследования составляет около 3 °С, среднегодовая сумма осадков – около 600 мм [Климат..., 2004; Назарова, 2014].

Опытный участок был заложен в смешанном елово-лиственном насаждении в условиях ельника черничного. Размер экспериментального участка составил 42×50 м. Древостой представлен двумя поколениями ели европейской (*P. abies*) (120 и 80 лет), сосной обыкновенной (*P. sylvestris*) (120 лет), осинкой (*Populus tremula* L.) (80 лет) и березой (*Betula* sp.) (80 лет).

Обработка почвы на опытном участке включала:

- 1) создание микроповышений высотой 10–15 см из перемешанных лесной подстилки (A0), гумусового (A1) и минерального (B1) горизонтов. Почва была смешана в соотношении 1 (A0 и A1) : 3 (B1). Минеральная почва взята в пределах исследуемого биогеоценоза;

- 2) удаление лесной подстилки и гумусового горизонта до горизонта B1;

- 3) контроль (без обработки почвы).

Обработка почвы велась площадками шириной 0,5 м и длиной 1 м. На каждую площадку весной (май) высаживалось по три сеянца ели. В качестве посадочного материала использовали выращенные в открытом грунте 3-летние сеянцы *P. abies* с открытой корневой системой.

#### Измерение параметров корневой системы

Измерения проводились по окончании четвертого вегетационного периода после посадки. В конце октября от каждого варианта обработки почвы выкапывали по 5 саженцев. Корневую систему промывали водой и разделяли на фракции (главный корень, проводящие и тонкие корни). Поскольку боковые корни саженца (ветвящиеся на следующие порядки проводящие корни, несущие на себе неветвящиеся окончания) в диаметре были меньше или равны 2 мм, то тонкими считали корни, имеющие детерминированные ответвления, вне зависимости от диаметра.

Для определения биомассы корни высушивали при 70 °С до абсолютно сухой массы и взвешивали. Часть тонких корней фиксировали в смеси этилового спирта, глицерина и дистиллированной воды, взятых в пропорциях 1:1:1.

С помощью программы ImageJ для каждого образца измеряли длину главного корня, боковых корней, а также количество и длину корней последнего порядка.

Для изучения морфолого-анатомических параметров корней последнего порядка готовили их поперечные срезы и исследовали под микроскопом. От каждого варианта опыта проанализировано более 100 корней, каждый из которых представлен 3–5 срезами. Всего просмотрено 350 корней (примерно 1500 срезов). Определяли наличие и тип микоризной инфекции (ЭМ, ЭЭМ), при наличии грибного чехла – его толщину, также измеряли диаметр корневого окончания. Таким образом, значение любого измеренного параметра одной ЭМ/ЭЭМ – это среднее значение, полученное измерением 3–5 ее срезов. На основе полученных данных рассчитывали плотность корней последнего порядка (количество неветвящихся – детерминированных корней на 1 см длины корневой системы) и интенсивность микоризации (Аэм, Аээм, %) (процент ЭМ/ЭЭМ корней от общего количества корней последнего порядка). Для ЭМ рассчитывали долю грибного чехла в объеме эктомикоризного окончания [Веселкин, 2004]. Также для детерминированных корней рассчитывали площадь

боковой поверхности – интегрирующий длину и толщину показатель, численно характеризующий поверхность соприкосновения с почвой. Для расчета площади поверхности одного корня последнего порядка использовали формулу боковой поверхности цилиндра:

$$S_{1ЭМ/ЭЭМ} = 2\pi rh,$$

где  $r$  – средний радиус ЭМ/ЭЭМ, см;  $h$  – средняя длина корня последнего порядка, см.

Для расчета площади поверхности ЭМ и ЭЭМ корней определяли их количество среди корней последнего порядка ( $N_{ЭМ/ЭЭМ}$ ):

$$N_{ЭМ/ЭЭМ} = \frac{N_{кпп} \times A_{ЭМ/ЭЭМ} \%}{100 \%},$$

где  $N_{кпп}$  – суммарное количество корней последнего порядка у саженца;  $A_{ЭМ/ЭЭМ}$ , % – интенсивность микоризации ЭМ/ЭЭМ.

На основании полученных значений рассчитывали площадь поверхности ЭМ и ЭЭМ корней:

$$S_{ЭМ/ЭЭМ} = S_{1ЭМ/ЭЭМ} \times N_{ЭМ/ЭЭМ},$$

где  $S_{1ЭМ/ЭЭМ}$  – площадь поверхности одного корня последнего порядка (ЭМ/ЭЭМ), см<sup>2</sup>;  $N_{ЭМ/ЭЭМ}$  – общее количество ЭМ/ЭЭМ среди всех корней последнего порядка у саженца.

Далее определяли общую площадь поверхности детерминированных корней (ПП):

$$ПП = S_{ЭМ} + S_{ЭЭМ},$$

где  $S_{ЭМ}$  – площадь поверхности ЭМ корней, см<sup>2</sup>;  $S_{ЭЭМ}$  – площадь поверхности ЭЭМ корней, см<sup>2</sup>.

Статистическая обработка результатов проведена с использованием непараметрического анализа Краскела – Уоллиса (H) в пакете Statistica. Статистически значимыми считали различия при  $p < 0,05$ . В трех группах (контроль, микроповышение, удаленная лесная подстилка) изучали различия следующих параметров: биомасса и длина корней, плотность и средняя длина корней последнего порядка, площади поверхности корней и ПП ( $H_{(2;15)}$ ), диаметр ЭМ и ее остальные параметры (радиус корня, толщина и доля грибного чехла) ( $H_{(2;161)}$ ), диаметр ЭЭМ ( $H_{(2;156)}$ ). В двух группах (ЭМ и ЭЭМ) исследовали параметры корней последнего порядка внутри одного варианта обработки почвы: диаметр на контроле ( $H_{(1;99)}$ ), на микроповышениях на удаленной подстилке ( $H_{(1;111)}$ ), площади поверхности корней последнего порядка ( $H_{(1;10)}$ ).

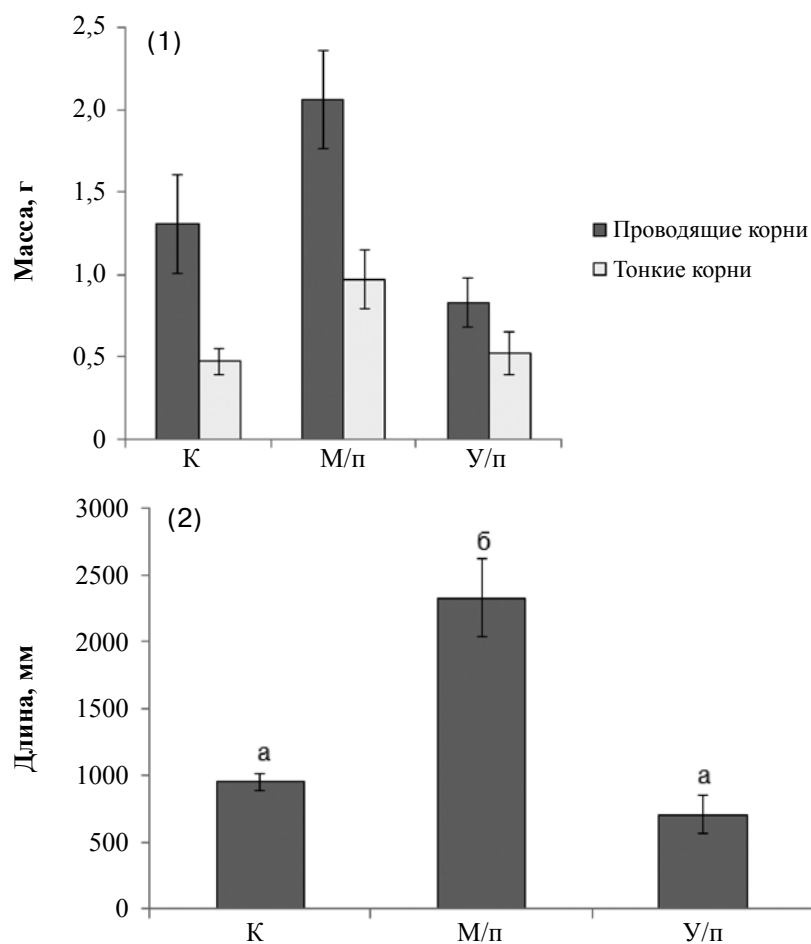


Рис. 1. Биомасса (1) и суммарная длина проводящих корней (2) саженцев *P. abies* при разных вариантах обработки почвы.

Здесь и на рис. 2, 4–6: К – контроль (необработанная почва), М/п – микроповышение, У/п – удаленная лесная подстилка; разными буквами отмечены статистически значимые различия ( $p \leq 0,05$ )

Fig. 1. Biomass (1) and the total length of conducting roots (2) of *P. abies* seedlings after soil treatment.

Here and in Fig. 2, 4–6: К – control (without treatment), М/п – mound, У/п – removed humus layer; different letters indicate statistically significant differences ( $p \leq 0.05$ )

## Результаты и обсуждение

### Масса и длина корневой системы

Обработка почвы не оказала статистически достоверного влияния на общую биомассу корней. Однако наблюдалась тенденция к увеличению биомассы тонких и проводящих корней у саженцев, растущих на микроповышениях (рис. 1, 1). На микроповышениях отмечаются более благоприятные абиотические условия для роста корней (повышение температуры и снижение плотности почвы, улучшение аэрации) [Соколов, 2006; Nilsson et al., 2010; Celma et al., 2019]. Ранее нами было высказано предположение, что отсутствие положительного

влияния микроповышений на биомассу корней может быть связано с изменением длины корневой системы и параметров тонких корней [Novichonok et al., 2020]. Суммарная длина проводящих корней у саженцев, растущих на микроповышениях, была выше по сравнению с саженцами, растущими на участках с удаленной подстилкой и на контрольных участках (рис. 1, 2). Сходный результат получен в опыте по созданию микросайтов путем формирования дисковых траншей [Celma et al., 2019]. Отмечалось формирование более глубокой корневой системы у саженцев *P. abies*, посаженных на микроповышениях. Формирование большей длины проводящих корней на микроповышениях, по сравнению с участками

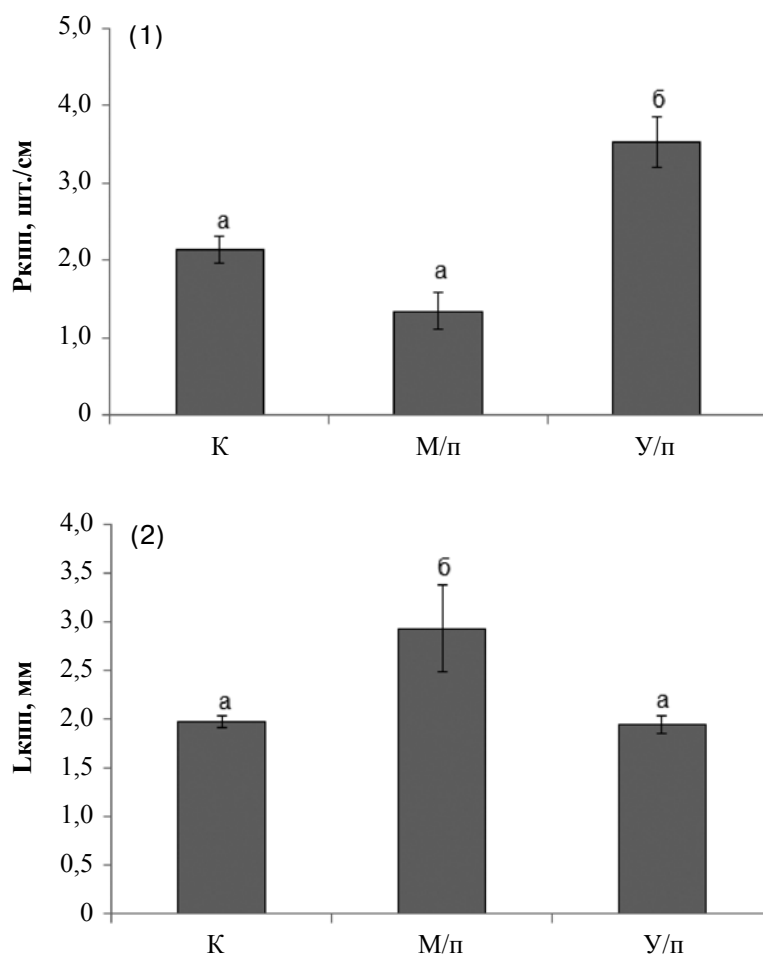


Рис. 2. Плотность (Ркпп, шт./см) (1) и средняя длина (Лкпп, мм) (2) корней последнего порядка у саженцев *P. abies* при разных вариантах обработки почвы

Fig. 2. The density (Ркпп, pcs./cm) (1) and the average length (Лкпп, mm) (2) of the last-order roots in *P. abies* seedlings after soil treatment

с удаленной подстилкой и необработанной почвой, свидетельствует об использовании корнями большего объема грунта. Более выраженный захват пространства корнями на участках микроповышений становится возможным благодаря изменению абиотических факторов и, вероятно, отсутствию корневой конкуренции с эдификатором, а также снижению конкуренции с травянистыми растениями.

#### Параметры тонких корней

Тонкие корни последнего порядка играют первостепенную роль в поглощении почвенных ресурсов. Увеличение поглощения почвенных ресурсов возможно за счет ассоциации с эктомикоризными грибами, которые также способствуют поддержанию гидравлической проводимости (путем поддержания контакта между

почвой и корнями) [van der Veen et al., 1992; Bogeat-Triboulot et al., 2004; Guo et al., 2008; Ouimette et al., 2013]. Считается, что в общей биомассе корней важна доля тонких поглощающих корней [Guo et al., 2008]. Однако нами не было отмечено изменение этого показателя при разных способах обработки почвы (рис. 1, 1).

Плотность и длина. Обработка почвы оказала влияние на плотность корней последнего порядка. Самые высокие значения этого параметра отмечались у саженцев, растущих на участках с удаленной подстилкой (рис. 2, 1). Изменялась также средняя длина корней последнего порядка. На микроповышениях отмечалось увеличение этого показателя (рис. 2, 2).

Эктомикориза и эктэндомикориза. В целом все просмотренные срезы корней последнего порядка имели признаки грибной инфекции (рис. 3). На поперечных срезах всех

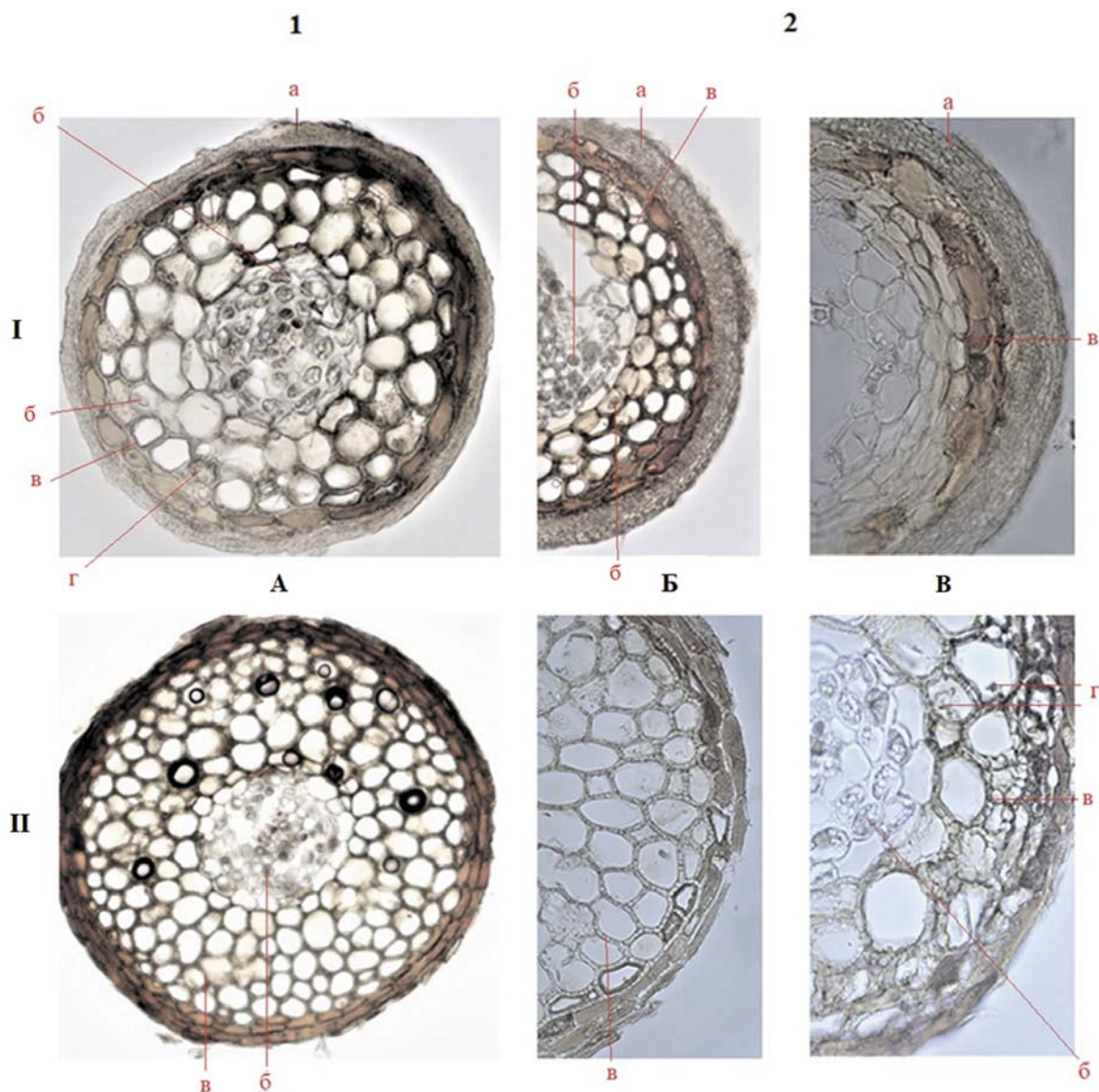


Рис. 3. Поперечные срезы корней последнего порядка: I – ЭМ, II – ЭЭМ; 1 – целый срез, 2 – фрагменты края среза; А – контроль (необработанная почва), Б – микроповышение, В – удаленная лесная подстилка; а – грибной чехол; б – везикула с мицелием; в – сеть Гартига; г – лизированная масса мицелия

Fig. 3. Cross sections of last-order roots: I – EM, II – EEM; 1 – a whole section, 2 – fragments of the cross section edge; A – control (without treatment), Б – mound (seedling 4 C), В – removed humus layer; а – fungal cover; б – vesicle with mycelium; в – Hartig network; г – lysed mycelium mass

корней отмечены признаки эндотрофности: наличие сети Гартига (рис. 3, в), распространяющейся до центрального цилиндра, проникновение гифов гриба в центральный цилиндр, присутствие многочисленных везикул с мицелием в клетках корня и цилиндра (рис. 3, б), а также лизированных масс мицелия в клетках корня (рис. 3, г). Критерием разделения эктомикоризных (ЭМ) и эктэндомикоризных (ЭЭМ) структур считали наличие грибного чехла (рис. 3, а). Для ЭЭМ характерно отсутствие

четко оформленного грибного чехла (гифы только оплетают корень), физически уменьшающее объемную долю гриба в корневом окончении.

На участках с необработанной почвой и участках с удаленной лесной подстилкой больше половины корней последнего порядка (64 и 51 % соответственно) представлено ЭМ (рис. 4). У культур *P. abies*, посаженных на микроповышениях, уменьшается количество ЭМ (21 %) и увеличивается количество ЭЭМ (53 %) среди корней последнего порядка.

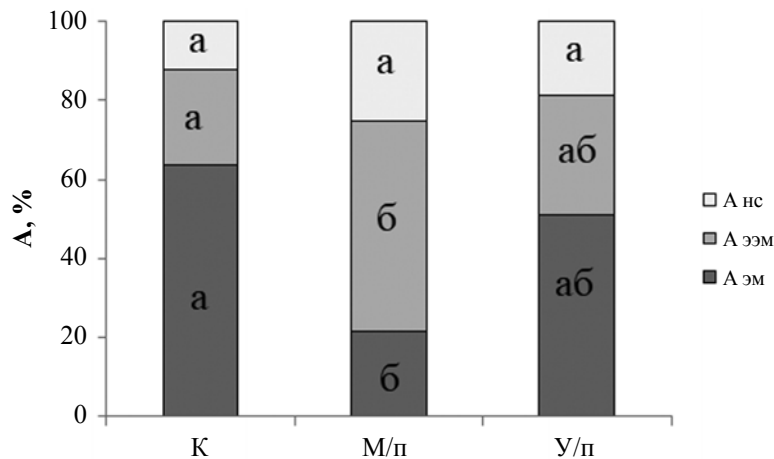


Рис. 4. Изменение интенсивности микоризации (А, %) ЭМ (Аэм), ЭЭМ (Аээм) и корней с нарушенной структурой (Анс) у саженцев *P. abies* при разных вариантах обработки почвы

Fig. 4. Change in the intensity of mycorrhization (A, %) of EM (Aэм), EEM (Аээм) and roots with a disturbed structure (Анс) in *P. abies* seedlings after soil treatment

Создание микроповышений и удаление лесной подстилки снизили активность микоризообразующих грибов, которые характеризуются медленным ростом, низкой конкурентной способностью в сравнении с почвенными микромицетами [Шубин, 1983]. У растений, растущих на микроповышениях и на участках с удаленной подстилкой, отмечалось увеличение доли бесструктурных окончаний (25 и 19 % соответственно). Корнями с нарушенной структурой считали корни, чьи поперечные срезы демонстрировали потерю формы из-за утраты тургора или заполнения таниновыми клетками. Такие корни функционально неактивны или их активность снижена в значительной степени.

**Диаметр.** Обработка почвы по-разному повлияла на толщину детерминированных корней у саженцев *P. abies*. Значения диаметра ЭМ подвержены флуктуации, но статистически значимо не изменяются (рис. 5, 1). Не отмечено влияния и на параметры ЭМ. Среднее значение радиуса корня в ЭМ, толщины и доли грибного чехла в разных вариантах опыта также не различаются и в среднем составляют  $173,3 \pm 2,6$  мкм,  $17,8 \pm 0,5$  мкм и  $9,5 \pm 0,3$  % соответственно. Отсутствие значимых различий в указанных параметрах свидетельствует об однотипности развития ЭМ во всех трех вариантах опыта. Толщина ЭЭМ корней отличалась при разных способах обработки почвы. У саженцев, растущих на микроповышениях, отмечалось увеличение диаметра ЭЭМ по сравнению с контролем и удаленной подстилкой.

На контрольном участке для ЭМ отмечено большее среднее значение диаметра по сравнению с ЭЭМ. Внутри одного участка с обработкой почвы (микроповышения и удаленная подстилка) диаметры ЭМ и ЭЭМ не различаются.

Площадь поверхности одного детерминированного корня. Площадь боковой поверхности одного корня последнего порядка представляет собой площадь поглощения водно-минеральных почвенных ресурсов без учета отходящих гифов и зависит от его длины и диаметра. Отмечено изменение площади поглощения ЭМ и ЭЭМ в зависимости от обработки почвы (рис. 5, 2).

На участках контроля отмечено различие площади поверхности ЭМ ( $0,022$  см<sup>2</sup>) и ЭЭМ. Значение параметра для ЭЭМ самое низкое ( $0,011$  см<sup>2</sup>) среди всех вариантов обработки почвы. Изменение объясняется различием в толщине корней – диаметр ЭЭМ ниже по сравнению с ЭМ, что находит отражение в величине площади поверхности. На участках микроповышения отмечено увеличение параметра ( $0,035$  см<sup>2</sup>). Площадь поверхности ЭМ и ЭЭМ увеличивается за счет увеличения средней длины корня последнего порядка. Площадь поверхности ЭЭМ увеличивается в том числе за счет увеличения диаметра ЭЭМ (по сравнению с контролем). Увеличение размеров корня физически увеличивает поверхность его поглощения. Увеличение всасывающей поверхности корневой системы в конечном счете способствует росту и развитию саженцев [Чураков,



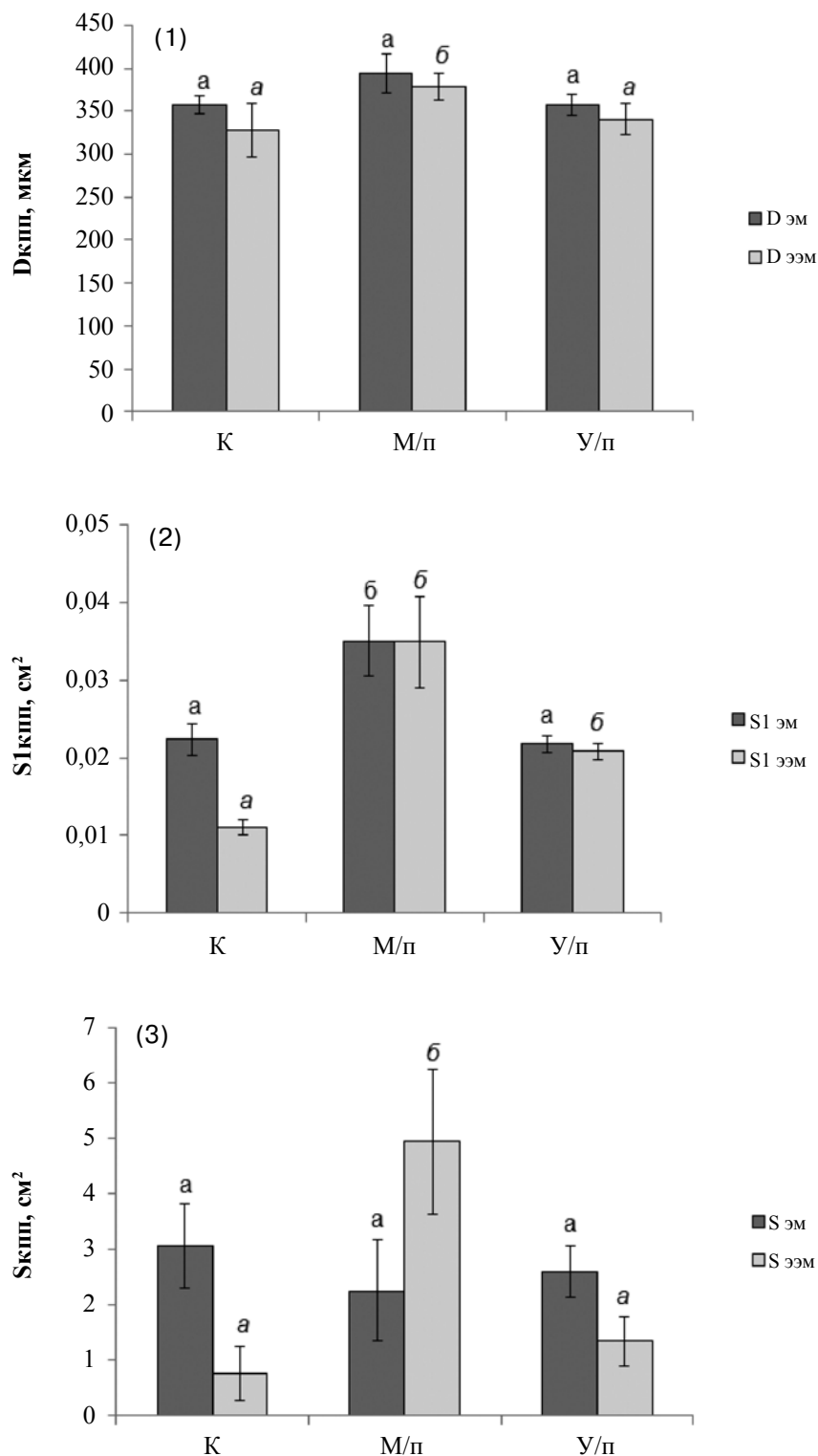


Рис. 5. Изменение параметров корней последнего порядка (кпп): 1 – диаметра ЭМ (Dэм, мкм) и ЭЭМ (Dээм, мкм), 2 – площади поверхности одной ЭМ (S1эм, см<sup>2</sup>) и одной ЭЭМ (S1ээм, см<sup>2</sup>), 3 – площади поверхности ЭМ (Sэм, см<sup>2</sup>) и ЭЭМ (Sээм, см<sup>2</sup>) корней у саженцев *P. abies* при разных вариантах обработки почвы

Fig. 5. Change in the parameters of last-order roots (кпп): 1 – diameter of the EM (Dэм, μm) and EEM (Dээм, μm), 2 – surface area of one EM (S1эм, cm<sup>2</sup>) and one EEM (S1ээм, cm<sup>2</sup>), 3 – surface areas of EM (Sэм, cm<sup>2</sup>) and EEM (Sээм, cm<sup>2</sup>) in *P. abies* seedlings after different soil treatments

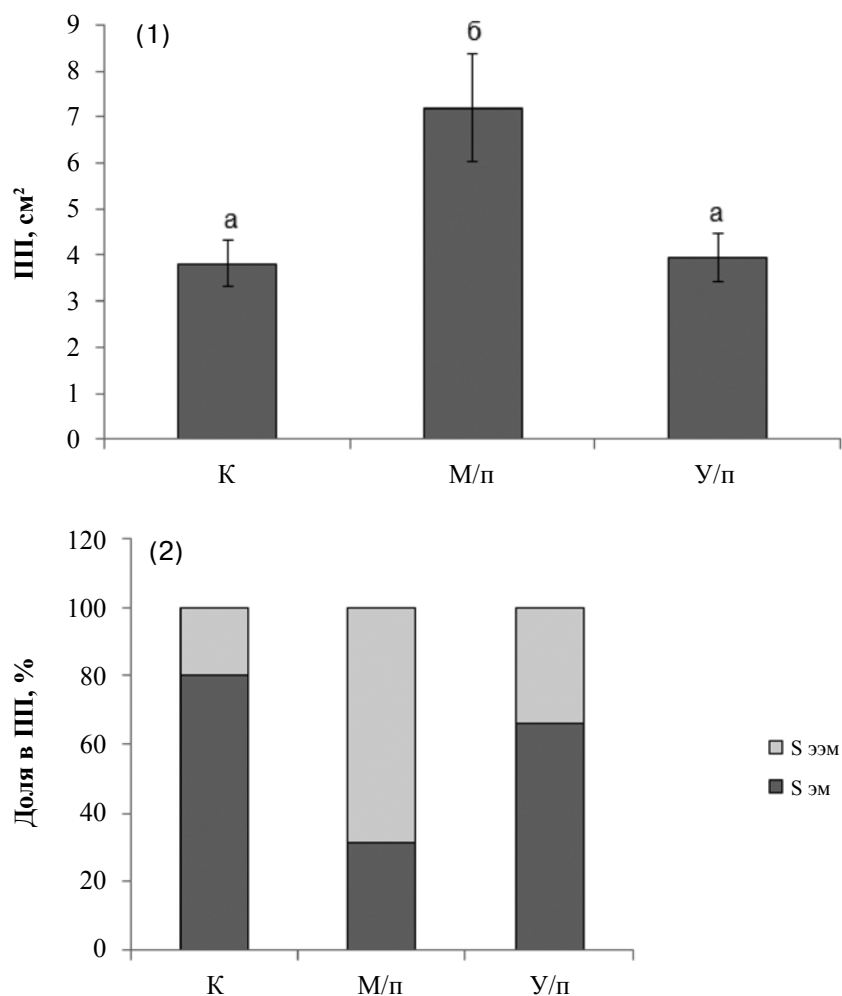


Рис. 6. Изменение ПП (1) и соотношения площадей поверхности ЭМ (Sэм, %) и ЭЭМ (Sээм, %) корней в ПП (2) у саженцев *P. abies* при разных вариантах обработки почвы

Fig. 6. Change in the total surface area of tips (TSA) (1) and the ratio of EM (Sэм, %) and EEM (Sээм, %) surface areas in the TSA (2) in *P. abies* seedlings after different soil treatments

Лисов, 2006; Бойко, 2007]. На участках с удаленной лесной подстилкой площади поглощения ЭМ и ЭЭМ не различаются (0,022 см²).

Площади поверхности микоризованных корней. Площади поверхности ЭМ/ЭЭМ корней определяются интенсивностью микоризации ЭМ/ЭЭМ среди всех корней последнего порядка. Суммарная площадь поверхности ЭМ и ЭЭМ (без учета корней с нарушенной структурой) представляет собой общую площадь поверхности детерминированных корней (ПП), которая непосредственно осуществляет поглощение минеральных элементов и воды из почвы и численно характеризует площадь питания (без учета мицелиальных гифов) корней последнего порядка.

Площадь поверхности ЭМ корней значимо не изменяется при разных методах обра-

ботки почвы и в среднем составляет 2,6 см² (рис. 5, 3). Площадь поверхности ЭЭМ корней подвержена изменениям. Самые высокие значения отмечены у саженцев *P. abies*, растущих на микроповышениях, площадь поверхности ЭЭМ корней составляет 4,9 см². На участках контроля и удаленной подстилки статистически значимых различий не отмечено (0,8 и 1,4 см² соответственно).

В конечном итоге обработка почвы оказала влияние на величину ПП (рис. 6, 1). У культур *P. abies*, растущих на участках микроповышений, отмечается максимальное значение этого параметра среди всех вариантов обработки почвы (7,2 см²). Увеличение ПП становится возможным из-за увеличения средней длины корня последнего порядка, увеличения диаметра ЭЭМ и доли ЭЭМ среди корней последнего

порядка (по сравнению с контролем и участками с удаленной лесной подстилкой). На контроле и участках с удаленной подстилкой ПП не изменяется и составляет 3,9 см<sup>2</sup>. Одинаковые значения ПП достигаются разными путями. Для культур *P. abies*, высаженных на участках с удаленной лесной подстилкой, отмечено увеличение диаметра ЭЭМ и плотности корней последнего порядка (по сравнению с контролем), что свидетельствует об интенсификации использования почвенных ресурсов для достижения значения ПП на контроле. Низкое содержание элементов минерального питания в почве, вызванное удалением подстилки, и невысокое значение ПП приводят к отмеченному ранее в литературе низкому содержанию питательных веществ в растениях, что отрицательно сказывается на росте [Hébert et al., 2006; Nilsson et al., 2019; Novichonok et al., 2020].

Соотношения площадей поверхности ЭМ и ЭЭМ корней в ПП однотипны для участков с необработанной почвой и удаленной подстилкой (рис. 6, 2). На контроле доля площади поверхности ЭМ корней составляет 80 %, доля площади поверхности ЭЭМ корней – всего 20 %. На участках с удаленной лесной подстилкой (при одинаковом с контрольными участками значении ПП) доля площади поверхности ЭМ корней составляет 66 %. На участках микроповышений почти двукратное увеличение ПП (по сравнению с контролем и участками с удаленной подстилкой) происходит за счет формирования ЭЭМ. При равном с контролем и участками с удаленной подстилкой среднем значении площади поверхности ЭМ корней (2,6 см<sup>2</sup>) ее доля в ПП составляет всего 31 %, в то время как доля площади поверхности ЭЭМ корней возрастает до 69 %. Формирование ЭЭМ и увеличение доли площади поверхности ЭЭМ корней в ПП представляют собой пул дополнительных адаптационных возможностей для растения.

## Заключение

По прошествии четырех вегетационных сезонов с момента посадки саженцев *P. abies* в ельнике черничном отмечены особенности развития корневых систем в разных вариантах обработки почвы. Если принять за максимально близкие к естественным условия на участках с необработанной почвой, то можно говорить о том, что создание микроповышений формирует лучшие, чем на контроле, условия развития корневой системы, при которых наблюдается лучшее развитие проводящих корней и

увеличение ПП. Удаление лесной подстилки формирует худшие, по сравнению с контролем, условия. Для достижения ПП, сравнимой с контролем, используются механизмы интенсификации эксплуатации почвенных ресурсов.

Обработка почвы не оказала влияния на формирование ЭМ у культур *P. abies*. Формирование ЭМ происходит однотипно и на контрольных участках, и при обработке почвы. Важно отметить, что при разной интенсивности микоризации ЭМ на всех участках опыта площадь поверхности ЭМ корней не изменяется. В большей степени подвержены изменениям обработки почвы параметры ЭЭМ.

## Литература

- Адамович И. Ю. Анатомо-морфологические особенности микотрофности *Pinus sylvestris* L. в насаждениях, поврежденных *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. // Успехи современного естествознания. 2018. № 7. С. 26–31.
- Бойко Т. А. Микоризообразование сеянцев ели в лесных питомниках Пермского края // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2007. № 19. С. 11–15.
- 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.
- Воронина Е. Ю. Микоризы и их роль в формировании сообществ // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. 2006. № 4. С. 17–26.
- Климат Карелии: Изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2004. 224 с.
- Колмаков П. Ю., Антонова Е. В. Проникновение грибного компонента в корневые окончания *Picea abies* (L.) Karst // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2017. № 4(97). С. 40–47.
- Колмаков П. Ю., Антонова Е. В. Формирование и развитие эндоассоциаций // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2021. № 4. С. 45–52.
- Назарова Л. Е. Климат Республики Карелия (Россия): температура воздуха, изменчивость и изменения // Геополитика и экогеодинамика регионов. 2014. Т. 10, № 1. С. 746–749.
- Селиванов И. А. Вопросы терминологии и классификации микориз и микоризоподобных образований // Ученые записки Пермского гос. педагогического института. 1973. Т. 112. С. 3–44.
- Соколов А. И. Лесовосстановление на вырубках Северо-Запада России. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2006. 215 с.
- Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Солодовников А. Н. Лесные почвы Карелии и оценка их продуктивности // Труды Карельского научного центра РАН. 2003. Вып. 5. С. 108–120.

Чураков Б. П., Лисов Е. С. Влияние плотности микориз на самосев дуба черешчатого в дубравах Ульяновской области // Лесной журнал. 2006. № 4. С. 15–20.

Шубин В. И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л.: Наука, 1973. 263 с.

Bogeat-Triboulot M. B., Bartoli F., Garbaye J., Marmeisse R., Tagu D. Fungal ectomycorrhizal community and drought affect root hydraulic properties and soil adherence to roots of *Pinus pinaster* seedlings // Plant and Soil. 2004. No. 267(1). P. 213–223. doi: 10.1007/s11104-005-5349-7

Brundrett M. Diversity and classification of mycorrhizal associations // Biological Reviews. 2004. No. 79. P. 473–495. doi: 10.1017/s1464793103006316

Brunner I., Brodbeck S. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources // Environmental Pollution. 2001. No. 114. P. 223–233. doi: 10.1016/s0269-7491(00)00219-0

Burdett A. N. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock // Can. J. For. Res. 1990. No. 20. P. 415–427. doi: 10.1139/x90-059

Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats // J. San-Miguel-Ayanz, D. de Rigo, G. Caudullo, T. Houston Durrant, A. Mauri. European Atlas of forest tree species. Luxembourg: Publication Office of the European Union, 2016. P. 114–116. doi: 10.7892/BORIS.80794

Celma S., Blate K., Lazdiņa D., Dūmiņš K., Neimane S., Štāls T. A., Štikāne K. Effect of soil preparation method on root development of *P. sylvestris* and *P. abies* saplings in commercial forest stands // New For. 2019. No. 50. P. 283–290. doi: 10.1007/s11056-018-9654-4

Giesler R., Petersson T., Högberg P. Phosphorus limitation in boreal forests: Effects of aluminum and iron accumulation in the humus layer // Ecosystems. 2002. No. 5. P. 300–314. doi: 10.1007/s10021-001-0073-5

Granhus A., Hanssen K. H., de Chantal M. Emergence and seasonal mortality of naturally regenerated *Picea abies* seedlings: impact of overstory density and two site preparation methods // New For. 2008. No. 35. P. 75–87. doi: 10.1007/s11056-007-9061-8

Grossnickle S. C. Importance of root growth in overcoming planting stress // New For. 2005. No. 30. P. 273–294.

Guo D., Xia M., Wei X., Chang W., Liu Y., Wang Z. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species // New Phytol. 2008. No. 180. P. 673–683. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x

Hébert S. S., Serneels L., Tolia A., Craessaerts K., Derks C., Filippov M. A., Müller U., De Strooper B. Regulated intramembrane proteolysis of amyloid precursor protein and regulation of expression of putative target genes // EMBO Rep. 2006. Vol. 7, no. 7. P. 739–745. doi: 10.1038/sj.embor.7400704

Marschner H., Dell B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis // Plant and Soil. 1994. Vol. 159, no. 1. P. 89–102. doi: 10.1007/BF00000098

Nilsson O., Hjelm K., Nilsson U. Early growth of planted Norway spruce and Scots pine after site preparation in Sweden // Scand. J. For. Res. 2019. No. 34. P. 678–688. doi: 10.1080/02827581.2019.1659398

Nilsson U., Luoranen J., Kolström T., Örlander G., Puttonen P. Reforestation with planting in Northern Europe // Scand. J. For. Res. 2010. No. 25. P. 283–294. doi: 10.1080/02827581.2010.498384

Nordborg F., Nilsson U., Örlander G. Effects of different soil treatments on growth and net nitrogen uptake of newly planted *Picea abies* (L.) Karst. seedlings. // Forest Ecol. Manag. 2003. No. 180. P. 571–582. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00650-3

Novichonok E. V., Galibina N. A., Kharitonov V. A., Kikeeva A. V., Nikerova K. M., Sofronova I. N., Rumyantsev A. S. Effect of site preparation under shelterwood on Norway spruce seedlings // Scand. J. For. Res. 2020. Vol. 35, iss. 8. P. 523–531. doi: 10.1080/02827581.2020.1825789

Ouimette A., Guo D., Hobbie E., Gu J. Insights into root growth, function, and mycorrhizal abundance from chemical and isotopic data across root orders // Plant and Soil. 2013. No. 367. P. 313–326. doi: 10.1007/s11104-012-1464-4

Petersson M., Örlander G. Effectiveness of combinations of shelterwood, scarification, and feeding barriers to reduce pine weevil damage // Can. J. Forest Res. 2003. No. 33. P. 64–73. doi: 10.1139/x02-156

van der Veen R., Heimovaara-Dijkstra S., Wang M. Cytosolic alkalization mediated by abscisic acid is necessary, but not sufficient, for abscisic acid-induced gene expression in barley aleurone protoplasts // Plant Physiology. 1992. No. 100. P. 699–705. doi: 10.1104/pp.100.2.699

Vitousek P., Howarth R. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? // Biogeochemistry. 1991. No. 13(2). P. 87–115. doi: 10.1007/BF00002772

## References

Adamovich I. Yu. Anatomic-morphological features of the *Pinus sylvestris* L. mycotrophy in the plantations damaged by the *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. *Advances in Current Natural Sciences*. 2018;7:26–31. (In Russ.)

Bogeat-Triboulot M. B., Bartoli F., Garbaye J., Marmeisse R., Tagu D. Fungal ectomycorrhizal community and drought affect root hydraulic properties and soil adherence to roots of *Pinus pinaster* seedlings. *Plant and Soil*. 2004;267(1):213–223. doi: 10.1007/s11104-005-5349-7

Boiko T. A. Mycorrhiza of *Picea* seedlings in forest nursery of the Perm Region. *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa = Topical Issues of the Forest Complex*. 2007;19:11–15. (In Russ.)

Brundrett M. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews*. 2004;79:473–495. doi: 10.1017/s1464793103006316

Brunner I., Brodbeck S. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources. *Environmental Pollution*. 2001;114:223–233. doi: 10.1016/s0269-7491(00)00219-0

Burdett A. N. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock. *Can. J. For. Res.* 1990;20:415–427. doi: 10.1139/x90-059

Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. *J. San-Miguel-Ayanz, D. de Rigo, G. Caudullo, T. H. Durrant, A. Mauri.* European Atlas of forest tree species. Luxembourg: Publication Office of the European Union; 2016. P. 114–116. doi: 10.7892/BORIS.80794

Celma S., Blate K., Lazdiņa D., Dūmiņš K., Neimane S., Štāls T. A., Štikāne K. Effect of soil preparation method on root development of *P. sylvestris* and *P. abies* saplings in commercial forest stands. *New For.* 2019;50:283–290. doi: 10.1007/s11056-018-9654-4

Churakov B. P., Lisov E. S. Influence of mycorrhizas' density on English oak self-seed in oak forests of Ulyanovsk Region. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal.* 2006;4:15–20. (In Russ.)

Fedorets N. G., Morozova R. M., Solodovnikov A. N. The forest soils in Karelia and evaluation of their capacity. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre of RAS.* 2003;5:108–120. (In Russ.)

Filatov N. N. (ed.). Climate of Karelia: variability and influence on water objects and catchment. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2004. 224 p. (In Russ.)

Giesler R., Petersson T., Högberg P. Phosphorus limitation in boreal forests: Effects of aluminum and iron accumulation in the humus layer. *Ecosystems.* 2002. No. 5. P. 300–314. doi: 10.1007/s10021-001-0073-5

Granhus A., Hanssen K. H., de Chantal M. Emergence and seasonal mortality of naturally regenerated *Picea abies* seedlings: impact of overstory density and two site preparation methods. *New For.* 2008;35:75–87. doi: 10.1007/s11056-007-9061-8

Grossnickle S. C. Importance of root growth in overcoming planting stress. *New For.* 2005;30:273–294.

Guo D., Xia M., Wei X., Chang W., Liu Y., Wang Z. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytol.* 2008;180:673–683. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x

Hébert S. S., Serneels L., Tolia A., Craessaerts K., Derks C., Filippov M. A., Müller U., De Strooper B. Regulated intramembrane proteolysis of amyloid precursor protein and regulation of expression of putative target genes. *EMBO Rep.* 2006;7(7):739–745. doi: 10.1038/sj.embor.7400704

Kolmakov P. Yu., Antonova E. V. Fungal penetration into *Picea abies* (L.) Karst. root endings. *Vestnik of Vitebsk State University.* 2017;4(97):40–47. (In Russ.)

Kolmakov P. Yu., Antonova E. V. Shaping and development of endoassociations. *Vestnik of Vitebsk State University.* 2021;4:45–52. (In Russ.)

Marschner H., Dell B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil.* 1994;159(1):89–102. doi: 10.1007/BF00000098

Nazarova L. E. Climate of the Republic of Karelia (Russia): air temperature, variability, and changes. *Geopolitics and Ecogeodynamics of Regions.* 2014;10(1):746–749. (In Russ.)

Nilsson O., Hjelm K., Nilsson U. Early growth of planted Norway spruce and Scots pine after site preparation in Sweden. *Scand. J. For. Res.* 2019;34:678–688. doi: 10.1080/02827581.2019.1659398

Nilsson U., Luoranen J., Kolström T., Örlander G., Puttonen P. Reforestation with planting in Northern Europe. *Scand. J. For. Res.* 2010;25:283–294. doi: 10.1080/02827581.2010.498384

Nordborg F., Nilsson U., Örlander G. Effects of different soil treatments on growth and net nitrogen uptake of newly planted *Picea abies* (L.) Karst. seedlings. *Forest Ecol. Manag.* 2003;180:571–582. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00650-3

Novichonok E. V., Galibina N. A., Kharitonov V. A., Kikeeva A. V., Nikerova K. M., Sofronova I. N., Rumyantsev A. S. Effect of site preparation under shelterwood on Norway spruce seedlings. *Scand. J. For. Res.* 2020;35(8):523–531. doi: 10.1080/02827581.2020.1825789

Ouimette A., Guo D., Hobbie E., Gu J. Insights into root growth, function, and mycorrhizal abundance from chemical and isotopic data across root orders. *Plant and Soil.* 2013;367:313–326. doi: 10.1007/s11104-012-1464-4

Petersson M., Örlander G. Effectiveness of combinations of shelterwood, scarification, and feeding barriers to reduce pine weevil damage. *Can. J. Forest Res.* 2003;33:64–73. doi: 10.1139/x02-156

Selivanov I. A. Issues of terminology and classification of mycorrhizae and mycorrhizal-like formations. *Uchenye zapiski Permskogo gos. pedagogicheskogo instituta = Bulletin of Perm University.* 1973;112:3–44. (In Russ.)

Shubin V. I. Mycotrophy of tree species, its significance in the cultivation of forests in the taiga zone. Leningrad: Nauka; 1973. 263 p. (In Russ.)

Sokolov A. I. Reforestation in the cuttings of the North-West of Russia. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2006. 215 p. (In Russ.)

van der Veen R., Heimovaara-Dijkstra S., Wang M. Cytosolic alkalization mediated by abscisic acid is necessary, but not sufficient, for abscisic acid-induced gene expression in barley aleurone protoplasts. *Plant Physiology.* 1992;100:699–705. doi: 10.1104/pp.100.2.699

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. *Russian Journal of Ecology.* 2004;2:90–98. (In Russ.)

Vitousek P., Howarth R. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry.* 1991;13(2):87–115. doi: 10.1007/BF00002772

Voronina E. Yu. Mycorrhizas and their roles in forming coenoses. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser. 16: Biologiya.* 2006;4:17–26. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 29.09.2021; принята к публикации / accepted: 29.03.2022.  
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Кикеева Анастасия Вячеславовна**

научный сотрудник лаборатории динамики  
и продуктивности таежных лесов

*e-mail: avkikeeva@mail.ru*

### **Новичонок Елена Валентиновна**

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории  
физиологии и цитологии древесных растений

*e-mail: enovichonok@inbox.ru*

### **Харитонов Владимир Александрович**

научный сотрудник лаборатории динамики  
и продуктивности таежных лесов

### **Крышень Александр Михайлович**

д-р биол. наук, старший научный сотрудник, директор  
ИЛ КарНЦ РАН, главный научный сотрудник лаборатории  
динамики и продуктивности таежных лесов

*e-mail: kryshen@krc.karelia.ru*

## CONTRIBUTORS:

### **Kikeeva, Anastasiya**

Researcher, Laboratory for Boreal Forest Dynamics  
and Productivity

### **Novichonok, Elena**

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory  
for Physiology and Cytology of Woody Plants

### **Kharitonov, Vladimir**

Researcher, Laboratory for Boreal Forest Dynamics  
and Productivity

### **Kryshen', Alexander**

Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Director, Forest Research  
Institute KarRC RAS, Chief Researcher, Laboratory for Boreal  
Forest Dynamics and Productivity