

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО РАЗВИТИЯ СЕЯНЦЕВ *PICEA ABIES* (PINACEAE) НА КСИЛОЛИТИЧЕСКОМ СУБСТРАТЕ

© 2022 г. А. В. Кикеева^{1,*}, Е. В. Новичонок¹, И. Н. Софронова¹, А. М. Крышень¹

¹ Институт леса КарНЦ РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия

*e-mail: avkikeeva@mail.ru

Поступила в редакцию 24.06.2022 г.

После доработки 15.08.2022 г.

Принята к публикации 16.08.2022 г.

В работе представлены результаты лабораторного эксперимента по влиянию различных видов ксилолитического субстрата на прорастание семян и начальные стадии развития *Picea abies*. Экспериментальные субстраты включали коррозионный и деструктивный типы гнилей ели, березы и осины. Проведен анализ биомассы тканей растения, архитектуры и площади поверхности корневой системы сеянцев в период формирования семядольной хвои (4 нед), настоящей хвои (8 недель) и начала микоризообразования (18 нед). Ксилолитический субстрат предполагает потенциально лучшие условия содержания и доступности минерального питания, по сравнению с почвой среднетаежного ельника. Тип деструкции практически не оказал влияния на развитие растений, в отличие от видовой принадлежности древесного детрита. Более успешными признаками развития (раннее начало и более высокая активность микоризации, высокие значения общей биомассы и биомассы настоящей хвои) характеризовались сеянцы, выращенные на субстратах, для которых отмечалось активное поглощение азота и фосфора в первые недели после посева (контроль и осина с деструктивным типом гнили).

Ключевые слова: *Picea abies*, ксилолитический субстрат, древесный детрит, микориза

DOI: 10.31857/S0006813622100040

Естественная динамика таежных ельников определяется количеством и качеством подроста лесообразующих пород. Важность мертвой древесины для успешного возобновления *Picea abies* и других пород отмечалась многими авторами (Kravchinskiy, 1912; Chumin, 1965; Durenkov, 1984; Ježek, 2004; Ваце et al., 2012; Červenka et al., 2014). Несмотря на то что общая площадь микроместообитаний, созданных валежными стволами и пнями в лесном сообществе, невелика, в совокупности она формирует необходимые условия для прорастания и роста сеянцев *P. abies* (Čížková et al., 2011; Efimenko et al., 2019). Преимущества этих естественных микроместообитаний заключаются в более высокой аэрации, стабильном и благоприятном водном и температурном режиме, большей доступности элементов минерального питания (Pegov, 1992), а также отсутствии угнетения со стороны растений напочвенного покрова и отсутствии корневой конкуренции со стороны древесного яруса (Durenkov, 1988). Интенсивность заселения валежа всходами *P. abies* различна на разных стадиях гниения стволов и зависит также от их диаметра, контакта с землей, видов грибов, разлагающих древесину, и покрытия окружающими растениями (Ваце et al., 2012).

Процесс деструкции древесного субстрата многоэтапен, сложен и определяется ксилобиоценозом (Krivosheina et al., 1982). В зависимости от воздействия ксилотрофных грибов на химический состав древесного субстрата выделяют коррозионный и деструктивный типы гнили. И даже внутри одной категории характер разрушения во многом зависит от состава ксилотрофного сообщества (Kazartcev et al., 2014). При деструкции валежа основных лесообразующих пород происходит потеря углерода и увеличение концентрации азота в коре и древесине на протяжении всего периода его существования. Важную роль в динамике питательных веществ в разлагающейся древесине играют деятельность ксилофильных организмов, азотфиксирующих бактерий и перенос грибами питательных веществ из окружающего субстрата (Boddy et al., 1995; Romashkin, 2021).

P. abies является облигатно микотрофной породой, т.е. на всех стадиях развития активно ассоциируется с эктомикоризными грибами (ЭМГ), что позволяет ей более эффективно поглощать питательные вещества из почвы (Shubin, 1957; Brunner et al., 2001). Симбиотические взаимодействия способствуют процессу фотосинтеза и росту растений (Clark et al., 2000). Помимо симбиоза

с ЭМГ получению питательных веществ из субстрата способствует изменение структурных и функциональных характеристик корневой системы (Comas et al., 2004, 2009). Несмотря на большое количество работ, посвященных естественному восстановлению *P. abies* на древесном субстрате, остается неясным, влияет ли видоспецифичность валежных бревен на развитие сеянцев, и является ли этот субстрат более выигрышным в долгосрочной перспективе. Ранее было отмечено, что у ювенильных особей хвойных, произрастающих на древесном детрите, микоризообразование протекает иначе (по сравнению с почвой), а также отмечена зависимость степени развития грибного компонента симбиоза от типа микогенной деструкции валежа (Veselkin, 2000).

Целью работы было изучение особенностей раннего развития *P. abies* (L.) Н. Karst. (от момента прорастания до начала микоризообразования) на ксилолитическом субстрате в условиях лабораторного эксперимента.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Лабораторный эксперимент по выращиванию *P. abies* включал следующие варианты ксилолитического субстрата: ель с коррозионным (ЕК) и деструктивным (ЕД) типами гнили, береза с коррозионным типом (БК), осина с коррозионным (ОК) и деструктивным (ОД) типами гнили. В качестве контрольного субстрата (К) использовался иллювиально-железистый горизонт (Vf) подзола иллювиально-железистого. Сеянцы, выращенные на указанных экспериментальных субстратах, далее в тексте обсуждаются в формулировках “сеянцы субстратов К, ЕК, ЕД, БК, ОК, ОД” или “сеянцы К, ЕК, ЕД, БК, ОК, ОД”. Под ксилолитическим мы понимаем субстрат, образованный в результате многоэтапной биоогенной ферментативной трансформации древесины, осуществляемой ксилобиоценозом в естественных условиях, в результате которой изменяются исходная структура и химический состав субстрата.

Древесные субстраты отбирали в лесу от валежных стволов 3–5 классов разложения, очищали от мусора, сушили при комнатной температуре и измельчали блендером до порошкообразного состояния. После измельчения субстратов их смешивали с вермикулитом в пропорции 1: 1 по объему. Для посева использовали семена *P. abies* местного сбора I класса качества. Подготовка семян к посеву включала в себя сначала дезинфекцию в 0.5%-ном растворе марганцовокислого калия, а затем замачивание в воде в течение суток. Сеянцы выращивали в кассетах, предназначенных для выращивания сеянцев с закрытой корневой системой Plantek 81F с объемом ячейки 85 см³, на стеллаже с искусственным освещением люминесцентными лампами L 36W/640. Фотопе-

риод был равен 20 ч, что близко к продолжительности фотопериода в течение июля на территории Республики Карелия. Полив проводился вручную ежедневно отмеренным количеством воды.

Извлечение сеянцев из субстрата без нарушения корневых окончаний проводили при полном формировании семядольной хвои (4 нед), настоящей хвои (8 нед) и сформированной, визуально определяемой, микоризы на корнях (18 нед). Всего было отобрано и проанализировано 1053, 162 и 313 сеянцев соответственно. Растения разделяли на корень, стебель, семядольную и настоящую хвою, высушивали при температуре 70°C, после чего определяли их массу.

Корневые системы сеянцев промывали проточной водой, затем целиком фиксировали в смеси этилового спирта, глицерина и дистиллированной воды, взятых в пропорциях 1 : 1 : 1. От каждого варианта опыта для 4-недельных сеянцев было проанализировано от 27 до 44 образцов корневых систем (всего 202 шт.), для 8-недельных сеянцев – по 5 образцов (всего 30 шт.), для 18-недельных сеянцев – 11–14 образцов (всего 74 шт.).

Для корневых систем 4 и 8-недельных сеянцев отмечали длину главного корня, наличие/количество и длину латеральных корней, их порядок ветвления. Корневую систему 18-недельных сеянцев разделяли на фракции: главный корень, латеральные ветвящиеся и неветвящиеся боковые корни 1 и 2 порядков, корни 3 порядка. Вручную измеряли их длину и количество, рассчитывали процентное соотношение. Коэффициент ветвления (Кв) рассчитывали как отношение суммарной длины латерального ветвящегося корня первого порядка и всех ответвлений к его длине без ответвлений.

Для изучения характера питания корни разделяли на две группы: 1) корни, которые впоследствии будут преобразованы в транспортные (главный корень, латеральные ветвящиеся и неветвящиеся боковые корни первого порядка, ветвящиеся корни второго порядка); 2) корни, потенциально микоризованные (детерминированные корни второго и третьего порядков).

Для изучения процесса микоризообразования из второй группы учитывали корни длиной не менее 2 мм и не более 8 мм. Выбранный диапазон длины позволяет исключить корни, которые нельзя отнести к потенциально микоризованным. Слишком короткие корни (менее 2 мм) сложно качественно анатомировать и на этом этапе развития сложно предсказать их дальнейшую специализацию – будут ли они микоризованы или будут трансформированы в проводящие. Корни, длиной более 8 мм, имеют корневые волоски и, вероятно, будут ветвиться на следующие порядки. Полученные значения площади поверх-

ности корней, не вошедших в указанный диапазон длины, были суммированы с общей площадью корней первой группы. Для изучения морфолого-анатомических параметров потенциально микоризованных корней готовили их поперечные срезы и исследовали под микроскопом (LeicaDM 1000, Германия). От каждого варианта опыта проанализировано не менее 100 корней (10–15 от каждого сеянца), каждый из которых представлен 3–5 срезами. Всего просмотрено 750 корней (2700 срезов). Среди просмотренных корней отмечены эктомикоризы (ЭМ), эндомикоризы (ЭЭМ) и детерминированные корни, имеющие корневые волоски. Критерием разделения ЭМ и ЭЭМ на поперечном срезе считали наличие сформированной мицелиальной мантии. Для ЭЭМ характерно отсутствие четко оформленного грибного чехла (гифы только оплетают корень). На каждом срезе измеряли диаметр корневого окончания, отмечали наличие корневых волосков, наличие микоризной инфекции, при наличии грибного чехла – его толщину. На основе полученных данных рассчитывали плотность (шт./см корней первой группы), активность микоризации (процент ЭМ и ЭЭМ корней среди всех потенциально микоризованных корней). Определяли площадь поверхности – интегрирующий длину и толщину показатель, численно характеризующий поверхность соприкосновения с субстратом, отражающий площадь питания (без учета корневых волосков и отходящих грибных гифов). Для расчета использовали формулу боковой поверхности цилиндра. Среднее значение радиуса каждой фракции корней одного образца получено не менее 10 последовательными измерениями по длине (бинокулярный стереомикроскоп ADFS645), среднее значение радиуса каждой фракции корней одного варианта опыта – не менее 100 измерениями.

Химический анализ. Перед посадкой и при каждом отборе сеянцев ели в субстратах определяли содержание основных биогенных элементов и их подвижных форм. Определение pH раствора проводили потенциометрическим методом (pH-метр Наппа, Германия). Общую концентрацию фосфора ($P_{\text{общ}}$) определяли сжиганием в муфеле со спектрофотометрическим окончанием (Спектрофотометр СФ-2000, Россия). Содержание подвижных форм фосфора ($P_{\text{подв}}$) и калия ($K_{\text{подв}}$) определяли вытяжкой по Кирсанову со спектрофотометрическим окончанием (для фосфора) (Спектрофотометр СФ-2000, Россия) и атомно-эмиссионным окончанием (для калия) (Атомно-абсорбционный спектрофотометр AA-7000, Shimadzu, Япония). Содержание нитратного азота (N_{NO_3}) определяли потенциометрическим методом (Потенциометр Анион 4100, Россия). Общую концентрацию углерода (С) и азота ($N_{\text{общ}}$) опре-

деляли на СНN-анализаторе (2400 SeriesII CHNS/OElemental Analyzer, Perkin Elmer, США). Азот легкогидролизуемых соединений (N гидролиз.) по Тюрину и Кононовой определяли сжиганием сернокислой вытяжки по Кьельдалю со спектрофотометрическим окончанием (Спектрофотометр СФ-2000, Россия).

Статистическая обработка результатов была проведена с использованием пакета “STATISTICA 10”. Влияние каждого типа ксилолитического субстрата на параметры сеянцев *P. abies* анализировали с использованием непараметрического анализа Краскела–Уоллиса с последующим попарным сравнением критерием Данна. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании аналитической лаборатории Института леса (Центр коллективного пользования Карельского научного центра РАН).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика субстрата. Реакция водного раствора всех субстратов до посева *P. abies* была слабокислая (табл. 1). Содержание элементов минерального питания в субстрате К практически не отличалось от их содержания в ксилолитических субстратах, за исключением ОД. Содержание $N_{\text{общ}}$ и $P_{\text{общ}}$ в субстратах (кроме ОД) значительно ниже по сравнению со средним содержанием их в верхнем 20 см слое подзола иллювиально-железистого типичных среднетаежных ельников и находится в диапазоне варьирования их содержания в крупных древесных остатках (Romashkin, 2021). Содержание $K_{\text{подв}}$ в ксилолитических субстратах значительно превосходит содержание его в почвенном слое (табл. 1). Все экспериментальные субстраты отличаются содержанием высокой доли доступных для растения форм азота и фосфора ($N_{\text{гидролиз.}}$ и $P_{\text{подв}}$). Самое высокое содержание $P_{\text{подв}}$ отмечено на субстрате ОД, а содержание доли доступного для растений азота ($N_{\text{гидролиз.}} + N_{\text{NO}_3}$) – в К субстрате и субстратах осины (ОД и ОК).

Проследив изменение содержания элементов в экспериментальных субстратах в ряду 0 (перед посадкой) – 4 нед – 8 нед – 18 нед, можно говорить о том, что для субстратов К и ОД отмечены одинаковые тенденции уменьшения содержания элементов в первые 4 нед после посева (рис. 1). В субстрате К на протяжении всего эксперимента отмечалось постоянное увеличение доли подвижных форм N и P от их валового содержания. На протяжении первых 4 нед от момента посева происходит резкое снижение содержания $N_{\text{общ}}$, $N_{\text{гидролиз.}}$ и N_{NO_3} . Потери составляют 84, 66 и 99%

Таблица 1. Содержание биогенных элементов и кислотность почвенного раствора в экспериментальных субстратах перед посевом ели и в корнеобитаемом слое почв типичных ельников Карелии**Table 1.** Content of biogenic elements and acidity of soil solution in experimental substrates prior to spruce sowing and in the root layer of soils in typical spruce forests of Karelia

	pH _{H₂O}	C, %	P _{общ} , %	Доля (%) P _{подв} от P _{общ}	N _{общ} , %	Доля (%) N _{гидролиз} от N _{общ}	Доля (%) N _{NO₃} от N _{общ}	K _{подв} , мг/кг
Экспериментальные субстраты/Experimental substrates								
К	4.5	42.2	0.05	10.4	0.2	9.3	12.0	4967
ЕК	4.7	30.5	0.03	6.9	0.3	5.4	0.3	2375
ЕД	4.0	34.6	0.02	9.5	0.3	2.8	0.4	2144
БК	5.3	45.2	0.01	28.6	0.2	8.0	0.6	3715
ОК	4.4	40.8	0.04	25.6	0.4	9.6	0.7	1735
ОД	5.3	40.9	0.32	84.1	1.2	3.5	7.7	11752
Корнеобитаемый слой (20 см) почвы среднетаежного ельника ("Кивач", РК)* Root layer of soils in typical spruce forests ("Kivach", RK)*								
	3.9	20.9	0.5	0.02	0.6	0.05	0.0004	4.1

Примечание. С, P_{общ} и N_{общ} – общая концентрация углерода, фосфора и азота (соответственно), P_{подв} и K_{подв} – подвижные формы фосфора и калия, N_{NO₃} и N_{гидролиз} – нитратный азот и азот легкогидролизуемых соединений; * – содержание С, P_{общ}, доля P_{подв} от P_{общ}, K_{подв} указано для ельника черничного влажного (Fedorets et al., 2015); содержание N_{общ}, доли N_{гидролиз} от N_{общ}, доли N_{NO₃} от N_{общ} указано для ельника чернично-разнотравного (140 лет) и ельника кисличного (160 лет) (Moshkina, 2009). Здесь и в табл. 2, рис. 1 и 2: К – контроль; ЕК и ЕД – ель, коррозийный и деструктивный типы гнили; БК – береза, коррозийный тип; ОК и ОД – осина, коррозийный и деструктивный типы гнили.

Note. С, P_{общ} and N_{общ} – total concentrations of carbon, phosphorus, and nitrogen, respectively, P_{подв} and K_{подв} – labile forms of phosphorus and potassium, N_{NO₃} and N_{гидролиз} – nitrate nitrogen and nitrogen in readily hydrolysable compounds; * – content of С, P_{общ}, share of P_{подв} in P_{общ}, K_{подв} are given for a moist bilberry spruce forest (Fedorets et al., 2015); content of N_{общ}, share of N_{гидролиз} in N_{общ}, share of N_{NO₃} in N_{общ} are given for a bilberry-forb spruce forest (140 years old) and a wood sorrel spruce forest (160 years old) (Moshkina, 2009). Here and in Table 2, Figs. 1 and 2: К – control; ЕК and ЕД – spruce, corrosive and destructive rot types; БК – birch, corrosive type; ОК and ОД – aspen, corrosive and destructive rot types.

от исходных содержаний соответственно. Потеря P_{общ} составляет 56% от исходного в субстрате.

В субстрате ОД также отмечено резкое уменьшение содержания элементов в первые 4 нед после начала наблюдений. В этот период происходит потеря 75% исходного содержания N_{общ}. Доступные для растения формы N на протяжении всего эксперимента ведут себя по-разному. Содержание N_{NO₃} резко уменьшается в первые 4 нед после посева (96% исходного содержания) и затем существенно не изменяется до конца эксперимента. Содержание N_{гидролиз} увеличивается в ряду 0–4–8 нед и снижается к концу опыта. Кроме того, в субстрате до посева *P. abies* при самом высоком (среди остальных экспериментальных субстратов) содержании P_{общ} отмечается высокая доля его свободной формы (84%), доступной для поглощения растением после начала роста. В первый месяц происходит потеря 91% исходного содержания P_{общ}. Таким образом, субстрат отличается высоким содержанием валовых и подвижных форм N и P, а также возможностью их погло-

щения растением в самый ранний период развития сеянцев.

Для остальных ксилолитических субстратов (ЕК, ЕД, БК, ОК) отмечаются флуктуирующие значения содержания N_{общ} и P_{общ}; значительных снижений содержания на протяжении эксперимента не отмечено. Для минеральной формы азота в ряду 0–4–8 нед отмечается увеличение содержания (по сравнению с исходным). Снижение происходит в период начала микоризообразования (8–18 нед).

Корневые системы. У сеянцев *P. abies* на всех этапах проведения эксперимента четко определялись главный корень и отходящие от него латеральные корни. У корневых систем 4-недельных растений на главном корне определялись латеральные корни первого порядка меньше 2 мм. Самая большая длина главного корня была отмечена у сеянцев, на субстратах К и ОД (табл. 2), самые малые – на субстратах ели (ЕК и ЕД). На субстрате К отмечено самое большое число латеральных корней.

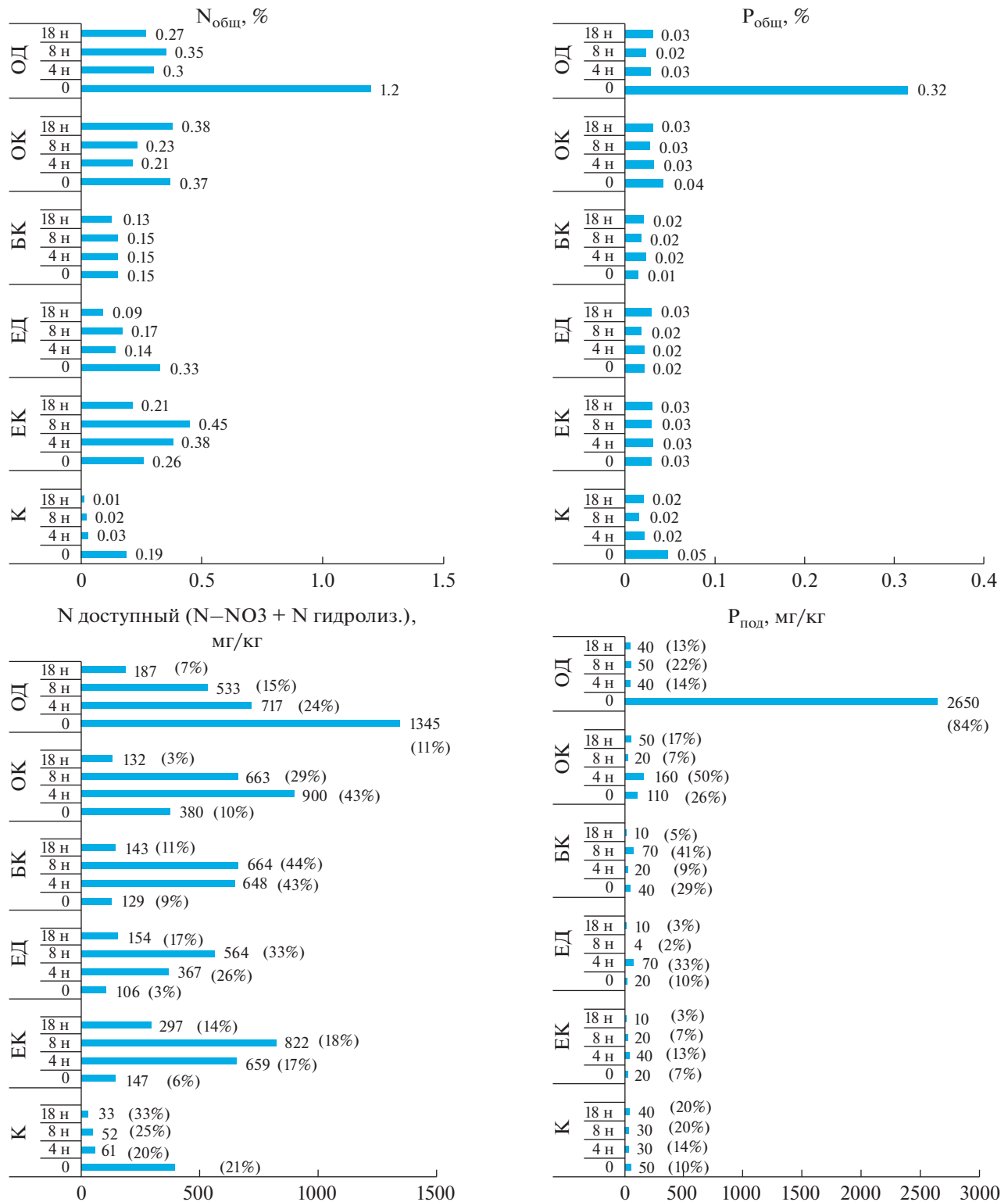


Рис. 1. Изменение содержания азота и фосфора в экспериментальных субстратах на протяжении всего эксперимента (0 (перед посадкой), 4, 8 и 18 нед от момента посева ели). Рядом со столбцами указаны абсолютные значения содержания биогенных элементов, в скобках – доля подвижных форм азота и фосфора от их общего содержания. P_{общ} и N_{общ} – общая концентрация фосфора и азота, N доступный (N–NO₃ + N гидролиз.) – доступные для растения формы азота, P_{под} – подвижная форма калия.

Fig. 1. Changes in nitrogen and phosphorus content in experimental substrates in the course of the experiment (0 (prior to sowing), 4, 8, and 18 weeks after sowing of spruce seeds). The figures along bars: absolute values of nutrient content, figures in brackets: the shares of labile nitrogen and phosphorus in the total content of the elements. P_{общ} и N_{общ} – total phosphorus and total nitrogen concentrations, N доступный (N–NO₃+N hydrol.) – nitrogen forms available to plants, P_{под} – labile potassium, mg/kg.

У 8-недельных сеянцев отмечено ветвление латеральных корней до второго порядка. Субстрат К характеризуется наибольшими значениями общей длины корней и числом латеральных корней. В среднем, около 40% латеральных корней первого порядка ветвятся на следующий порядок, что увеличивает их длину, по сравнению с длиной, отмеченной в 4 нед, в 1.3 раза (Кв, табл. 2) для всех субстратов, кроме ОК. На этом субстрате существенного увеличения длины корня за счет ветвления не происходит.

У 18-недельных сеянцев отмечено ветвление латеральных корней до третьего порядка. Наряду с этим продолжают расти новые латеральные корни первого порядка (6–12 шт.) и интенсивный рост латеральных корней второго порядка (92–189 шт.). Самые высокие показатели роста корней отмечены для сеянцев, произрастающих на субстрате К. На этом этапе развития из всего количества латеральных корней первого порядка ветвится около 50%, второго порядка 4–5%, что увеличивает общую длину корня, по сравнению с 8-недельными корнями, в среднем в 2.4 раза. Все просмотренные поперечные срезы детерминированных корней второго и третьего порядков имели признаки мицелиальной инфекции. Всего отмечено три типа таких корней: корни, имеющие корневые волоски, ЭЭМ и ЭМ. ЭМ имеют признаки эндотрофности: наличие сети Гартига, распространяющейся до центрального цилиндра, проникновение гифов гриба в центральный цилиндр, присутствие многочисленных везикул с мицелием в клетках корня и центрального цилиндра.

Самые высокие доли микоризованных корней (ЭМ + ЭЭМ) отмечены для сеянцев, выращенных на субстратах К и ОД. Процент ЭМ среди всего количества детерминированных корней второго и третьего порядков составил 19 и 40% соответственно. Для корней сеянцев остальных вариантов не было отмечено сформированных ЭМ. Так, доля микоризованных корней у сеянцев, выращенных на К субстрате, составляет 89%, у сеянцев, выращенных на ОД – 72%. Для сеянцев, выращенных на остальных субстратах, этот показатель колеблется в пределах всего 2–6%, а подавляющее большинство корней имеет корневые волоски.

Самые малые абсолютные значения размера корневой системы отмечены у сеянцев *P. abies*, выращенных на субстрате с деструктивным типом гнили. Сеянцы, выращенные на остальных ксилолитических субстратах, по указанным параметрам не отличаются. В целом растения, выращенные на К и ОД субстратах, характеризуются наибольшими значениями микоризованных корней по сравнению с остальными субстратами.

По тенденции изменения *общей площади поверхности корневой системы* на протяжении первых 4 нед эксперимента сеянцы, выращенные на разных субстратах, можно разделить на три группы: на субстратах К и ОД отмечались максимальные значения этого показателя, на субстратах листовенных пород (БК, ОК) – средние значения, на субстратах ели (ЕК и ЕД) – минимальные значения (табл. 2). С течением времени различия по этому признаку у сеянцев, выращенных на ксилолитических субстратах, постепенно сглаживаются. У 8-недельных сеянцев минимальное значение этого показателя сохраняется только для субстрата ЕД. На этапе завершения опыта 18-недельные сеянцы, выращенные на субстрате К, четко обособляются от сеянцев ксилолитических субстратов.

У 18-недельных сеянцев *P. abies*, выращенных на разных опытных субстратах, отмечены различия в соотношении площадей корней микоризованных и имеющих корневые волоски. Площадь поверхности микоризованных корней и ее доля в общей площади корневой системы у сеянцев *P. abies*, выращенных на субстратах К и ОД, существенно выше (2.5 и 1.7 см² и 19 и 14% соответственно) по сравнению с остальными субстратами (среднее значение 0.1 см² и 1–4%).

Биомасса сеянцев. Различия в содержании доступных для сеянцев форм биогенных элементов, а также различия в развитии корневой системы оказали влияние на биомассу сеянцев. Отличия проявились уже через 4 нед после посева семян (рис. 2). Для сеянцев, растущих на субстрате ЕД, были отмечены самые низкие значения биомассы в течение всего периода эксперимента. В конце эксперимента низкие значения биомассы были отмечены для сеянцев, растущих и на субстрате ЕК. Для сеянцев, выращенных на этих субстратах, были отмечены самые малые абсолютные значения размера корневой системы (биомассы, длины, площади) (табл. 2). Значения биомассы сеянцев, растущих на субстрате К, были одними из самых высоких в 4 и 8 нед, а в конце эксперимента (18 нед) – самыми высокими.

ОБСУЖДЕНИЕ

В целом особенностями развития ели на ксилолитическом субстрате являются меньшая интенсивность развития корневой системы и меньшие значения биомассы растения, по сравнению с контролем. Влияние типа деструкции валежного ствола на развитие сеянцев *P. abies* практически не проявляется. Видовая принадлежность древесного детрита оказала гораздо большее влияние (по сравнению с типом деструкции валежного ствола) на развитие сеянцев *P. abies* на начальных стадиях. На протяжении всего периода

Таблица 2. Средние значения (\pm стандартная ошибка среднего) параметров корневых систем у 4-, 8- и 18-недельных сеянцев ели
Table 2. Mean values (\pm standard error of the mean) of root system parameters in 4-, 8-, and 18-week-old spruce seedlings

Экспериментальные субстраты/Experimental substrates						
	К	ЕК	ЕД	БК	ОК	ОД
4-недельные сеянцы/4-week-old seedlings						
L, см/L, cm	7.0 \pm 0.2 ^a	3.0 \pm 0.2 ^b	2.0 \pm 0.1 ^b	5.0 \pm 0.2 ^b	4.0 \pm 0.2 ^b	6.0 \pm 0.2 ^a
Σn , шт./ Σn , pcs.	5.0 \pm 0.4 ^a	2.0 \pm 0.2 ^b	1.0 \pm 0.2 ^b	2.0 \pm 0.2 ^b	2.0 \pm 0.2 ^b	2.0 \pm 0.2 ^b
S, см ² /S, cm ²	ГК	0.70 \pm 0.03 ^a	0.35 \pm 0.02 ^b	0.29 \pm 0.01 ^b	0.59 \pm 0.03 ^b	0.69 \pm 0.03 ^a
	БК	0.072 \pm 0.007 ^a	0.022 \pm 0.003 ^b	0.023 \pm 0.004 ^b	0.028 \pm 0.004 ^b	0.033 \pm 0.004 ^b
	общ	0.77 \pm 0.03 ^a	0.37 \pm 0.02 ^b	0.32 \pm 0.02 ^b	0.62 \pm 0.03 ^b	0.57 \pm 0.03 ^b
8-недельные сеянцы/8-week-old seedlings						
L, см/L, cm	32.0 \pm 5.6 ^a	24.0 \pm 2.7 ^{ab}	14.0 \pm 1.5 ^b	25.0 \pm 2.6 ^{ab}	22.0 \pm 2.2 ^{ab}	29.0 \pm 2.6 ^a
Кв	1.2 \pm 0.08 ^a	1.3 \pm 0.08 ^a	1.4 \pm 0.06 ^a	1.3 \pm 0.08 ^a	1.0 \pm 0.05 ^a	1.3 \pm 0.1 ^a
Латеральные корни 1 порядка Lateral roots of the 1st order	Σn , шт./ Σn , pcs.	23.0 \pm 2.7 ^a	17.0 \pm 1.3 ^{ab}	11.0 \pm 1.3 ^b	13.0 \pm 1.7 ^{ab}	18.0 \pm 2.3 ^{ab}
	Σl , см/ Σl , cm	21.0 \pm 4.3 ^a	14.0 \pm 2.1 ^{ab}	7.0 \pm 1.1 ^b	15.0 \pm 1.7 ^{ab}	13.0 \pm 2.0 ^{ab}
Латеральные корни 2 порядка Lateral roots of the 2nd order	Σn , шт./ Σn , pcs.	40.0 \pm 11.4 ^a	25.0 \pm 5 ^a	9.0 \pm 3.4 ^a	33.0 \pm 9.1 ^a	19.0 \pm 5.0 ^a
	Σl , см/ Σl , cm	4.0 \pm 1.1 ^a	3.0 \pm 0.7 ^a	1.0 \pm 0.3 ^a	4.0 \pm 1.0 ^a	2.0 \pm 0.6 ^a
S, см ² /S, cm ²	ГК	1.0 \pm 0.05 ^a	0.91 \pm 0.03 ^a	0.92 \pm 0.09 ^a	1.2 \pm 0.06 ^a	1.0 \pm 0.09 ^a
	БК	2.1 \pm 0.4 ^a	1.5 \pm 0.2 ^a	0.7 \pm 0.1 ^a	1.6 \pm 0.2 ^a	1.4 \pm 0.3 ^a
	общ.	3.1 \pm 0.5 ^a	2.4 \pm 0.2 ^a	1.6 \pm 0.2 ^a	2.7 \pm 0.2 ^a	2.4 \pm 0.2 ^a
18-недельные сеянцы/18-week-old seedlings						
L, см/L, cm	130.0 \pm 5.2 ^a	87.0 \pm 6.4 ^b	69.0 \pm 5.6 ^b	86.0 \pm 4.4 ^b	85.0 \pm 5.8 ^b	90.0 \pm 8.2 ^b
Кв	2.4 \pm 0.08 ^{ab}	2.4 \pm 0.08 ^{ab}	2.3 \pm 0.08 ^{ab}	2.1 \pm 0.08 ^a	2.7 \pm 0.1 ^b	2.2 \pm 0.09 ^{ab}

Таблица 2. Окончание

		Экспериментальные субстраты/Experimental substrates						
		К	ЕК	ЕД	БК	ОК	ОД	
Латеральные корни 1 порядка Lateral roots of the 1st order	Σn , шт./ Σn , pcs.	35.0 ± 2 ^a	23.0 ± 3 ^б	21.0 ± 2 ^б	24.0 ± 2 ^{аб}	25.0 ± 2 ^{аб}	31.0 ± 3 ^{аб}	
	Σl , см/ Σl , cm	57.0 ± 2.7 ^a	38.0 ± 3.2 ^б	31.0 ± 2.4 ^б	42.0 ± 2.3 ^{аб}	36.0 ± 2.0 ^б	43.0 ± 3.9 ^{аб}	
Латеральные корни 2 порядка Lateral roots of the 2nd order	Σn , шт./ Σn , pcs.	229.0 ± 16 ^a	153.0 ± 15 ^{аб}	101.0 ± 12 ^б	141.0 ± 8 ^б	130.0 ± 10 ^б	155.0 ± 19 ^{аб}	
	Σl , см/ Σl , cm	61.0 ± 3 ^a	41.0 ± 3 ^б	29.0 ± 3 ^б	37.0 ± 2 ^б	40.0 ± 4 ^б	36.0 ± 4 ^б	
Мг, %		95.1 ± 1.3	98.3 ± 2.6	94.0 ± 4.1	98.3 ± 1.0	96.1 ± 1.6	97.2 ± 3.5	
Латеральные корни 3 порядка Lateral roots of the 3rd order	Σn , шт./ Σn , pcs.	34.0 ± 7 ^a	12.0 ± 4 ^{аб}	14.0 ± 3 ^{аб}	8.0 ± 3 ^б	27.0 ± 8 ^{аб}	14.0 ± 4 ^{аб}	
	Σl , см/ Σl , cm	4.0 ± 1.0 ^a	2.0 ± 0.6 ^{аб}	2.0 ± 0.6 ^{аб}	1.0 ± 0.4 ^б	3.0 ± 1.0 ^{аб}	2.0 ± 1.0 ^{аб}	
Мг, %		10.0 ± 2.3	11.0 ± 2.1	9.0 ± 1.2	6.0 ± 1.3	8.0 ± 1.2	17.0 ± 3.3	
Мг	ρ , шт./1 см/ ρ , pcs./1 cm	1.8 ± 0.1 ^a	1.9 ± 0.1 ^a	1.5 ± 0.1 ^a	1.8.0 ± 0.1 ^a	1.6 ± 0.1 ^a	1.8 ± 0.1 ^a	
	Алк(в), %	11.0 ± 1.0	94.0 ± 0.6	95.0 ± 0.6	98.0 ± 0.8	98.0 ± 1.0	28.0 ± 1.6	
	Аээм, %	70.0 ± 0.9	6.0 ± 1.3	5.0 ± 1.0	2.0 ± 0.4	2.0 ± 0.4	32.0 ± 1.4	
	Аэм, %	19.0 ± 2.1	0	0	0	0	40.0 ± 2.6	
S, см ² / S, cm ²	гк	1.2 ± 0.05 ^a	0.9 ± 0.08 ^a	1.0 ± 0.07 ^a	1.1 ± 0.05 ^a	1.0 ± 0.04 ^a	1.1 ± 0.06 ^a	
	бк	8.2 ± 0.03 ^a	5.9 ± 0.04 ^б	4.9 ± 0.01 ^в	6.2 ± 0.05 ^б	6.5 ± 0.03 ^б	5.3 ± 0.03 ^в	
	Мг	2.2 ± 0.01 ^a	0.3 ± 0.003 ^б	0.1 ± 0.005 ^б	0.1 ± 0.002 ^б	0.1 ± 0.005 ^б	1.1 ± 0.01 ^в	
	общ	12.0 ± 0.4 ^a	7.4 ± 0.5 ^б	5.9 ± 0.5 ^в	7.6 ± 0.4 ^б	7.6 ± 0.4 ^б	7.5 ± 0.6 ^б	

Примечание. гк – Главный корень; бк – боковые корни; общ – общее; Л – общая длина корней (включая главный корень), Кв – коэффициент ветвления; Σn – общее количество латеральных корней, Σl – суммарная длина латеральных корней, Мг – потенциально микорризованные детерминированные корни, Мг, % – доля потенциально микорризованных корней, ρ , шт./1 см – плотность потенциально микорризованных корней на 1 см проводящего корня, Алк(в), % – доля детерминированных корней с корневыми волосками, Аээм, % – доля ЭЭМ корней, Аэм, % – доля ЭМ корней среди потенциально микорризованных корней; разные буквы в одном ряду обозначают статистически значимые различия ($p \leq 0.05$) между субстратами.

Note. гк – Main root; бк – lateral roots; общ – total; Л – total length of roots (including tap root), Кв – branching coefficient; Σn – total number of lateral roots, Σl – total length of lateral roots, Мг – potentially mycorrhiza-colonized root tips, Мг, % – share of potentially mycorrhiza-colonized root tips, ρ , pcs/1 cm – density of potentially mycorrhiza-colonized root tips per 1 cm of conducting roots, Алк(в), % – share of roots tips with root hairs, Аэм, % – share of EM roots among potentially mycorrhiza-colonized root tips, Аээм, % – share of EEM roots; different letters in the same row denote statistically significant differences ($p \leq 0.05$) between substrates.

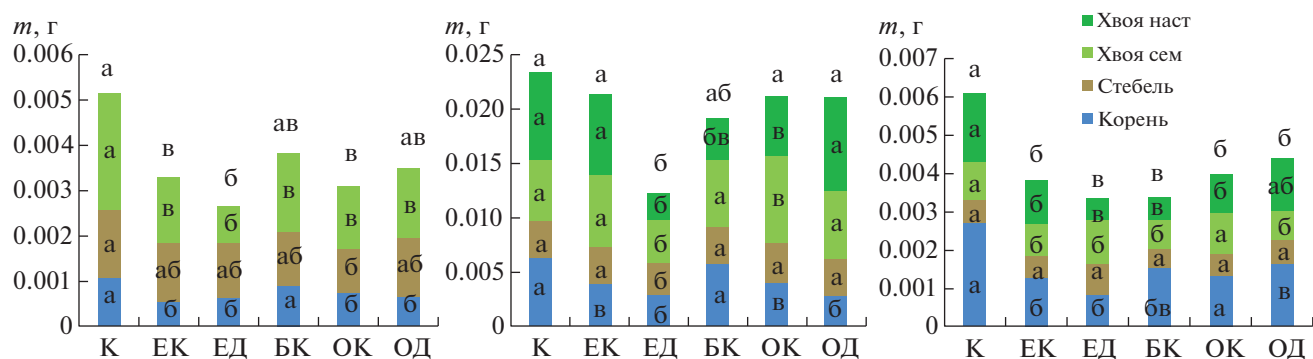


Рис. 2. Средние значения общей биомассы и массы отдельных тканей растения у 4-, 8- и 18-недельных сеянцев ели, выращенных на экспериментальных субстратах. Разные буквы (а, б, в, г) обозначают статистически значимые различия ($p \leq 0.05$) между субстратами: сверху столбцов – общая биомасса, внутри столбцов – биомасса отдельных фракций.

Fig. 2. Mean values of total biomass and the mass of individual plant tissues in 4-, 8-, and 18-week-old spruce seedlings reared on the experimental substrates. Different letters (a, б, в, г) denote statistically significant differences ($p \leq 0.05$) between substrates: above bars – total biomass, inside bars – biomass of individual fractions.

наблюдений у сеянцев, выращенных на ксилитическом субстрате ели с деструктивным типом гнили, были отмечены минимальные среди исследованных субстратов показатели развития (значения параметров корневой системы и биомассы).

Развитие корневых систем и на контрольном, и на ксилитических субстратах происходило однотипно. На разных сроках проведения эксперимента у корневых систем сеянцев *P. abies* всех наблюдаемых субстратов отмечались одни и те же этапы развития латеральных корней. В целом корневые системы на ксилитическом субстрате характеризуются меньшими по сравнению с контрольным абсолютными размерами и интенсивностью образования латеральных корней. Различия могут быть связаны с более благоприятными физическими характеристиками контрольного субстрата для развития корней, в частности, с меньшей плотностью песчаного субстрата по сравнению с ксилитическими (Watson et al., 2006; Vejarano et al., 2010).

Основные различия в величине общей площади поверхности корней на самом раннем этапе развития (4 нед) обусловлены интенсивностью развития главного корня. В последующем с развитием настоящей хвои (8 нед) и началом микоризообразования (18 нед) различия определяются интенсивностью развития латеральных корней и активностью процесса микоризообразования. У 4- и 8-недельных сеянцев ели вся площадь поверхности корневой системы сформирована корнями, имеющими корневые волоски. Корневое питание сеянцев на этих этапах обеспечивается механизмами пассивного тока воды с растворенными минеральными солями (осмос) через корневые волоски и активного транспорта ионов с

участием переносчиков и ионного насоса. Процесс микоризообразования начинается в период 8–18 нед от момента посева *P. abies* и характеризуется неоднородностью трансформации детерминированных корней второго и третьего порядков, имеющих корневые волоски, в ЭМ и ЭМ структуру у сеянцев опытных субстратов. Предполагается, что ЭМ является переходной формой (возрастной и/или функциональной) ЭМ (Vogonina, 2007; Adamovich, 2019). ЭМ демонстрируют признаки как экотрофных, так и эндотрофных микоризных грибов (Adeoyo, 2021). Различия в активности микоризации могут быть связаны с разным составом ЭМГ в субстрате. Ранее было показано (Tedersoo et al., 2008), что тип гниения определяет состав грибкового сообщества ЭМ в валежной древесине, что обусловлено экологическими особенностями ЭМГ и конкурентными отношениями. При этом в природных условиях в нетронутой лесной подстилке число видов ЭМГ выше по сравнению с их числом в деструктивном и коррозионном типах гнилей древесины. Степень разветвленности и плотность микоризованных корней являются ключевыми признаками, влияющими на скорость поглощения ресурсов и функционирование растения (Liese et al., 2017). Решающее значение для поглощения почвенных ресурсов имеют характеристики тонких корней (биомасса, морфолого-анатомические особенности, предрасположенность к эктомикоризному симбиозу и ассоциациям с ризосферными бактериальными сообществами) (Ostonen et al., 2017). Поэтому раннее начало и более высокая активность микоризации у сеянцев создают основу для более успешного дальнейшего развития. У 18-недельных сеянцев начинаются процесс микоризации корней и переход на питание с участием сим-

биотических ЭМГ. ЭМГ продуцируют карбоксилаты и внеклеточные ферменты, которые обеспечивают трансформацию минеральных комплексов и сложных органических соединений (Wen, 2022), в связи с чем увеличивается доступность биогенных элементов для растений. Кроме того, увеличивается площадь поверхности корней и, следовательно, поглощение питательных веществ и воды. Нами были отмечены самые высокие показатели активности микоризации и площади поверхности микоризованных корней у сеянцев субстратов К и ОД. Поскольку по валовому химическому составу субстраты К и ОД сильно различаются, то можно говорить о том, что начало и интенсивность процесса микоризообразования напрямую не связаны с исходным содержанием азота и фосфора в субстрате.

Известно, что корневая система *P. abies* пластична и способна адаптироваться в соответствии с изменением условий среды (Kalliokoski et al., 2008). Адаптации, приводящие к более высоким показателям роста сеянца, обеспечивают для него лучшие “стартовые позиции”. В нашем исследовании самые высокие показатели развития корневой системы и накопления биомассы отмечены для сеянцев *P. abies* контрольного субстрата. Высокие показатели абсолютных размеров, интенсивности ветвления и площади поверхности корней свидетельствуют о развитии механизмов экстенсивного использования ресурсов субстрата; раннее начало и высокая активность микоризации корней — механизмов интенсификации.

Сеянцы, растущие на ксилолитических субстратах, отличались по степени развития корневой системы. Исходный субстрат ОД среди всех опытных субстратов отличался очень высокими валовыми содержаниями азота и фосфора, а также высокой долей их доступных форм, особенно минерального азота. Наряду с этим отмечалось активное микоризообразование, что сделало возможным активное поглощение минеральных элементов на самых начальных стадиях развития и проявилось в высоких темпах роста сеянцев: масса надземной части сеянцев субстрата ОД сопоставима с массой надземной части сеянцев субстрата К. Существенное различие проявляется в интенсивности развития корневой системы между сеянцами этих двух субстратов. У сеянцев субстрата ОД на момент завершения эксперимента степень развития и масса корней были значительно ниже, по сравнению с сеянцами К. Для сеянцев ОД были отмечены механизмы интенсификации использования ресурсов субстрата (высокая активность микоризации) — меньшие затраты на рост и развитие корневой системы обеспечивают сопоставимые значения массы настоящей хвои и массы надземной части растения.

Остальные древесные субстраты при сходном с К валовом содержании элементов характеризовались меньшей долей доступных элементов. Известна роль корневой экссудации в трансформации органического и минерального вещества почвы (Chai et al., 2021). Выделение метаболитов (Badri et al., 2009) способно изменять микробную активность почвы (Coskun et al., 2017) и тем самым регулировать доступность питательных веществ и воды в ризосфере (Phillips et al., 2011). Вероятно, недостаток питательных веществ вызвал реакцию производства вторичных метаболитов и экссудацию из корней, что привело к трансформации органического и минерального веществ почвы (Metlen, 2009), и в результате увеличилась доступность питательных веществ. На ограниченность питательных веществ сеянцы ксилолитических субстратов отреагировали уменьшением накопления биомассы.

Возникает вопрос, почему сеянцы древесных субстратов ЕК, ЕД, БК и ОК не использовали микоризацию как действенный механизм интенсификации ресурсов, как это было отмечено у сеянцев К и ОД. Мы можем предположить, что сеянцы, растущие на указанных древесных субстратах, в соответствии с фактически существующими условиями недостатка минерального питания оптимизируют использование ресурсов, минимизируя затраты (Nickle et al., 2009). В текущих условиях затраты растения на создание микоризного симбиоза могут значительно превышать потенциальную выгоду.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие *P. abies* на самых ранних этапах обусловлено локальными условиями произрастания. Ксилолитический субстрат, как по валовому содержанию элементов, так и по соотношению их доступных форм, может различаться даже в пределах одного вида древесины. В нашем исследовании влияния ксилолитического субстрата на развитие сеянцев *P. abies* значимой была видовая принадлежность разлагающейся древесины, а тип деструкции влияния не оказал. Интенсивность роста сеянцев в период от прорастания семян до начала формирования микоризы напрямую не была связана с содержанием основных биогенных элементов, а определялась их доступностью, которая, в свою очередь, обусловлена составом и функционированием разлагающего древесину сообщества микроорганизмов (бактерии, грибы, беспозвоночные). Прорастание семян на ксилолитическом субстрате предполагает большую доступность для них элементов минерального питания по сравнению с корнеобитаемым слоем подзолов иллювиально-железистых средне-таежной подзоны тайги. Успешность раннего развития *P. abies* на ксилолитическом субстрате

определяется начальными условиями содержания и доступности минерального питания, а также зависит от возможности развития корневой системой спектра пластических морфологических и физиологических реакций для увеличения использования ресурсов субстрата произрастания. В нашем эксперименте с выращиванием *P. abies* в закрытой системе с контролируемыми условиями температурного и водного режима наиболее активные процессы роста и развития сеянцев *P. abies* происходили именно на субстратах с высокими долями доступных форм азота и фосфора при высоком и среднем уровне их валового содержания. Высокие значения параметров развития в условиях среднего содержания минерального питания достигаются возможностью использования экстенсивных и интенсивных механизмов адаптаций корневой системы. У сеянцев на этих субстратах происходит более раннее начало микоризообразования, что способствует увеличению доступности питания и, в свою очередь, существенно увеличивает шансы на их выживание.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет средств на выполнение государственного задания ИЛ КарНЦ РАН № 0185-2021-0018 и при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-00485А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Adamovich] Адамович И.Ю. 2018. Анатомо–морфологические особенности микотрофности *Pinus silvestris* L. в насаждениях, поврежденных *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. – Успехи современного естествознания. 7: 26–31.
- Adeoyo O.R.A. 2021. Review on Mycorrhizae and Related Endophytic Fungi as Potential Sources of Enzymes for the BioEconomy. – JAMB. 21 (8): 35–49. <https://doi.org/10.9734/JAMB/2021/v21i830375>
- Bače R., Svoboda M., Pouska V., Janda P., Červenka J. 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? – For. Ecol. Manag. 266: 254–262. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.025>
- Badri D.V., Vivanco J.M. 2009. Regulation and function of root exudates. – Plant Cell Environ. 32 (6): 666–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>
- Baier R., Ettl R., Hahn C., Göttlein A. 2006. Early development and nutrition of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps—a bioassay. – Ann. For. Sci. 63 (4): 339–348. <https://doi.org/10.1051/forest:2006014>
- Bejarano M.D., Villar R., Murillo A.M., Quero J.L. 2010. Effects of soil compaction and light on growth of *Quercus pyrenaica* Willd. (Fagaceae) seedlings. – Soil and Tillage Research. 110 (1): 108–114. <https://doi.org/10.1016/j.still.2010.07.008>
- Boddy L., Watkinson S.C. 1995. Wood decomposition higher fungi and their role in nutrient redistribution. – Can. J. Bot. 73: 1377–1383. <https://doi.org/10.1051/forest:2006014>
- Brunner I., Brodbeck S. 2001. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources. Environ. Poll. 114: 223–233. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(00\)00219-0](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00219-0)
- Červenka J., Bače R., Svoboda M. 2014. Stand-replacing disturbance does not directly alter the succession of Norway spruce regeneration on dead wood. – J. For. Sci. 60 (10): 417–424. <https://doi.org/10.17221/43/2014-JFS>
- Chai Y.N., Schachtman D.P. 2021. Root exudates impact plant performance under abiotic stress. – Trends Plant Sci., in press. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.08.003>
- [Chumin] Чумин. В.Т. 1965. Роль валежа в процессе возобновления ельников. – Сб. тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск. 7: 58–707.
- Čížková P., Svoboda M., Křenová Z. 2011. Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava National Park—the first results of the Biomonitoring project. – Silva Gabreta. 17 (1): 19–35.
- Clark R.B., Zeto S.K. 2000. Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. – J. Plant Nutr. 23:867–902. <https://doi.org/10.1080/01904160009382068>
- Comas L.H., Eissenstat D.M. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature-temperate tree species. – Funct. Ecol. 18: 388–397.
- Comas L.H., Eissenstat D.M. 2009. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. – New Phytol. 182: 919–928. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02799.x>
- Coskun D., Britto D.T., Shi W., Kronzucker H.J. 2017. How plant root exudates shape the nitrogen cycle? – Trends Plant Sci. 22: 661–673. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.05.004>
- [Dyrenkov] Дыренков С.А. 1984. Структура и динамика таежных ельников. Л. С. 174.
- [Dyrenkov] Дыренков С.А. 1988. Демографические особенности ели европейской и ели сибирской. – В кн.: Экология популяций. М. С. 216–217.
- [Efimenko, Aleynikov] Ефименко А.С., Алейников А.А. 2019. Роль микросайтов в естественном возобновлении деревьев в темнохвойных высокоствольных лесах северного Предуралья. – Известия РАН. Серия биологическая, 2: 204–214. <https://doi.org/10.1134/S000233291902005X>
- [Fedorets et al.] Федорец Н.Г., Бахмет О.Н., Медведева М.В., Ахметова Г.В., Новиков С.Г., Ткаченко Ю.Н., Солодовников А.Н. 2015. Тяжелые металлы в почвах Карелии. Петрозаводск. 222 с.
- Ježek K. 2004. Contribution of regeneration on dead wood to the spontaneous regeneration of a mountain forest. – J. For. Sci. 50 (9): 405–414.
- Kalliokoski T., Nygren P., Sievänen R. 2008. Coarse root architecture of three boreal tree species growing in mixed stands. – Silva Fenn. 42: 189–210. <https://doi.org/10.14214/sf.252>

- [Kazartsev et al.] Казарцев И.А., Рошин В.И., Соловьев В.А. 2014. Разложение углеводов древесины *Populus tremula* и *Picea abies* под действием лигнинразрушающих грибов. — Микология и фитопатология. 48 (2): 112–117.
- [Kravchinskiy] Кравчинский Д.М. 1912. Лисинская казенная лесная дача. — Лесной журнал. 6–7: 691–709.
- [Krivosheina, Mamaev] Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М. 1982. Некоторые закономерности эволюции ксилфильных сообществ. — Успехи соврем. биол. 94 (5): 284–296.
- Liese R., Alings K., Meier I.C. 2017. Root branching is a leading root trait of the plant economic spectrum in temperate trees. — Front. Plant Sci. 8: 315. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00315>
- McNickle Gordon G., Cahill James F. 2009. Plant root growth and the marginal value theorem. — Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 106 (12): 4747–4751. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807971106>
- Metlen Kerry L., Aschehoug Eric T., Callaway Ragan M. 2009. Plant behavioural ecology: dynamic plasticity in secondary metabolites. — Plant Cell Environ. 32: 641–653. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01910.x>
- [Moshkina] Мошкина Е.В. 2009. Азотные соединения в почвах Северо-Запада России и динамика их под влиянием антропогенного воздействия (на примере Карелии): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб. 21 с.
- Ostonen I., Truu M., Helmisaari H.-S., Lukac M., Vanguelova E., Godbold D.L., Lõhmus K., Zang U., Tedersoo L., Preem J.-K., Rosenvald K., Aosaar J., Armolaitis K., Frey J., Kabral N., Kukumägi M., Leppälammil-Kujansuu J., Lindroos A.-J., Merilä P., Napa Ü., Nöjd P., Truu J. 2017. Adaptive root foraging strategies along a boreal-temperate forest gradient. — New Phytol. 215 (3): 977–991. <https://doi.org/10.1111/nph.14643>
- [Pegov] Пегов Л.А. 1992. Исследование точности выборочного учета подроста под пологом древостоев. — Лесоведение. 4: 51–59.
- Phillips R.P., Finzi A.C., Bernhardt E.S. 2011. Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation. — Ecology Letters. 14: 187–194. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01570.x>
- [Romashkin] Ромашкин И.В. 2021. Динамика биогенных элементов в процессе разложения валежа в среднетаежных ельниках: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 21 с.
- [Shubin] Шубин В.И. 1957. К вопросу о росте сосны и ели на органическом субстрате. — Тр. Карел. фил. АН СССР. 7: 127–133.
- Tedersoo L., Suvi T., Jairus T., Kõljalg U. 2008. Forest microsite effects on community composition of ectomycorrhizal fungi on seedlings of *Picea abies* and *Betula pendula*. — Environ. Microbiol. 10 (5): 1189–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01535.x>
- [Veselkin] Веселкин Д.В. 2000. Эктотомикоризы всходов *Picea obovata* (Ledeb.) и *Abies sibirica* (Ledeb.), укореняющихся на валеже в южнотаежных лесах. — В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. Екатеринбург. С. 42–55.
- [Voronina] Воронина Е.Ю. 2007. Микоризы в наземных экосистемах: экологические, физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбиозов. — В кн.: Микология сегодня. Т. 1. М. С. 142–234.
- Watson G.W., Kelsey P. 2006. The impact of soil compaction on soil aeration and fine root density of *Quercus palustris*. — Urban Forestry Urban Greening, 4 (2): 69–74. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2005.08.001>
- Wen Z., White P.J., Shen J., Lambers H. 2022. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition — New Phytol. 233: 1620–1635. <https://doi.org/10.1111/nph.17854>

FEATURES OF EARLY DEVELOPMENT OF *PICEA ABIES* (PINACEAE) SEEDLINGS ON XYLOLYTIC SUBSTRATE

A. V. Kikeeva^{a, #}, E. V. Novichonok^a, I. N. Sofronova^a, and A. M. Kryshen^a

^a Forest Research Institute of the KarRC RAS
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia

[#]e-mail: avkikeeva@mail.ru

The paper presents the results of a laboratory-based experimental study of the effect of different types of xylolytic substrate on seed germination and early development stages of Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.). The experimental substrates contained corrosive and destructive types of spruce, birch, and aspen rots. We analyzed the biomass of plant tissues, the architecture and surface area of the root system of the seedlings during the formation of cotyledon needles (4 weeks), true needles (8 weeks) and at the beginning of mycorrhiza formation (18 weeks). Xylolytic substrate implies potentially better conditions in terms of the content and availability of nutrients than soil in mid-boreal spruce forests. The type of destruction had almost no effect on the development of the plants, in contrast to the species of the woody detritus. The features of more successful development (earlier onset and higher activity of mycorrhization, higher total biomass and true needle biomass) were observed in the seedlings reared on the substrates showing active nitrogen and phosphorus consumption in the first weeks after sowing (control and aspen with destructive type rot).

Keywords: Norway spruce, *Picea abies*, xylolytic substrate, woody detritus, mycorrhiza

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was funded by the State assignment of the Forest Research Institute KarRC RAS № 0185-2021-0018, and was supported by the RFBR, project № 20-04-00485A.

REFERENCES

- Adamovich I.Yu. Anatomic-morphological features of the *Pinus sylvestris* l. mycotrophy in the plantations damaged by the *Heterobasidion annosum* (fr.) bref. – *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 7: 26–31 (In Russ.).
- Adeoyo O.R.A. 2021. Review on mycorrhizae and related endophytic fungi as potential sources of enzymes for the bioEconomy. – *JAMB*. 21 (8): 35–49. <https://doi.org/10.9734/JAMB/2021/v21i830375>
- Bače R., Svoboda M., Pouska V., Janda P., Červenka J. 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? – *For. Ecol. Manag.* 266: 254–262. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.025>
- Badri D.V., Vivanco J.M. 2009. Regulation and function of root exudates. – *Plant Cell Environ.* 32 (6): 666–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>
- Baier R., Ettl R., Hahn C., Göttlein A. 2006. Early development and nutrition of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps—a bioassay. – *Ann. For. Sci.* 63 (4): 339–348. <https://doi.org/10.1051/forest:2006014>
- Bejarano M.D., Villar R., Murillo A.M., Quero J.L. 2010. Effects of soil compaction and light on growth of *Quercus pyrenaica* Willd. (Fagaceae) seedlings. – *Soil and Tillage Research*. 110 (1): 108–114. <https://doi.org/10.1016/j.still.2010.07.008>
- Boddy L., Watkinson S.C. 1995. Wood decomposition higher fungi and their role in nutrient redistribution. – *Can. J. Bot.* 73:1377–1383. <https://doi.org/10.1051/forest:2006014>
- Brunner I., Brodbeck S. 2001. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources. – *Environ. Poll.* 114: 223–233. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(00\)00219-0](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00219-0)
- Červenka J., Bače R., Svoboda M. 2014. Stand-replacing disturbance does not directly alter the succession of Norway spruce regeneration on dead wood. – *J. For. Sci.* 60 (10): 417–424. <https://doi.org/10.17221/43/2014-JFS>
- Chai Y.N., Schachtman D.P. 2021. Root exudates impact plant performance under abiotic stress. – *Trends Plant Sci.*, in press. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.08.003>
- Chumin V.T. 1965. Rol' valezha v processe vozobnovleniya el'nikov [The role of deadwood in the process of regeneration of spruce forests]. – *Sb. Tr. Dal'NILH. Khabarovsk.* 7: 58–707 (In Russ.).
- Čížková P., Svoboda M., Křenová Z. 2011. Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava National Park—the first results of the Biomonitoring project. – *Silva Gabreta.* 17 (1): 19–35.
- Clark R.B., Zeto S.K. 2000. Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. – *J. Plant Nutr.* 23: 867–902. <https://doi.org/10.1080/01904160009382068>
- Comas L.H., Eissenstat D.M. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. – *Funct. Ecol.* 18: 388–397.
- Comas L.H., Eissenstat D.M. 2009. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. – *New Phytol.* 182: 919–928.
- Coskun D., Britto D.T., Shi W., Kronzucker H.J. 2017. How plant root exudates shape the nitrogen cycle? – *Trends Plant Sci.* 22: 661–673. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.05.004>
- Dyrenkov S.A. 1984. Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov [Structure and dynamics of taiga spruce forests]. Leningrad. P. 174 (In Russ.).
- Dyrenkov S.A. 1988. Demograficheskie osobennosti eli evropeyskoy i eli sibirskoy [Demographic features of European spruce and Siberian spruce]. – In: *Ekologiya populyatsii*. Moscow. P. 216–217 (In Russ.).
- Efimenko A.S., Aleinikov A.A. 2019. The role of microsites in the natural regeneration of trees in boreal tall-herb dark coniferous forests of the northern urals. – *Biology bulletin.* 46 (2): 200–209 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S000233291902005X>
- Fedorets N.G., Bakhmet O.N., Medvedeva M.V., Akhmetova G.V., Novikov S.G., Tkachenko Yu.N., Solodovnikov A.N. 2015. Tyazhelye metally v pochvakh Karelii [Heavy metals in soils of Karelia]. Petrozavodsk. 222 p. (In Russ.).
- Ježek K. 2004. Contribution of regeneration on dead wood to the spontaneous regeneration of a mountain forest. – *Journal of Forest Science.* 50 (9): 405–414.
- Kalliokoski T., Nygren P., Sievänen R. 2008. Coarse root architecture of three boreal tree species growing in mixed stands. – *Silva Fenn.* 42: 189–210. <https://doi.org/10.14214/sf.252>
- Kazartsev I.A., Roshchin V.I., Solovyev V.A. 2014. Degradation of *Populus tremula* and *Picea abies* wood carbohydrates by lignin-degrading fungi. – *Mykol. Microbiol.* 48 (2): 112–117 (In Russ.).
- Kravchinskii D.M. 1912. Lisinskaya kazennaya lesnaya dacha [Lisinskaya state – owned forest cottage]. – *Lesn. Zhurn.* 6–7: 691–709 (In Russ.).
- Krivosheina N.P., Mamaev B.M. 1982. Nekotorye zakonomernosti evolyutsii ksilofil'nykh soobshchestv [Some regularities in the evolution of xylophilic communities]. – *Uspekhi sovrem. Biol.* 94 (5): 284–296 (In Russ.).
- Liese R., Alings K., Meier I.C., 2017. Root branching is a leading root trait of the plant economic spectrum in temperate trees. – *Front. Plant Sci.* 8: 315. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00315>
- McNickle Gordon G., Cahill James F. 2009. Plant root growth and the marginal value theorem. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 (12): 4747–4751. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807971106>
- Metlen K.L., Aschehoug E.T., Callaway R.M. 2009. Plant behavioural ecology: dynamic plasticity in secondary metabolites. – *Plant Cell Environ.* 32: 641–653. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01910.x>

- Moshkina E.V. 2009. Nitrogen compounds in the soils of the North-West of Russia and their dynamics under the influence of anthropogenic impact (on the example of Karelia): Abstract of the thesis. dis. ... cand. s.-kh. sciences. St. Petersburg. 21 p. (In Russ.).
- Ostonen I., Truu M., Helmisaari H.-S., Lukac M., Vanguelova E., Godbold D.L., Lõhmus K., Zang U., Tedersoo L., Preem J.-K., Rosenvald K., Aosaar J., Armolaitis K., Frey J., Kabral N., Kukumägi M., Leppälammi-Kujansuu J., Lindroos A.-J., Merilä P., Napa Ü., Nöjd P., Truu J. 2017. Adaptive root foraging strategies along a boreal-temperate forest gradient. — *New Phytol.* 215 (3): 977–991. <https://doi.org/10.1111/nph.14643>
- Pegov L.A. 1992. Issledovanie tochnosti vyborochnogo ucheta podrosta pod pologom drevostoev [Investigation of the accuracy of selective accounting of undergrowth under the canopy of forest stands]. — *Lesovedenie.* 4: 51–59 (In Russ.).
- Phillips R.P., Finzi A.C., Bernhardt E.S. 2011. Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation. — *Ecology Letters.* 14: 187–194.
- Romashkin I.V. 2021. Dinamika biogennykh elementov v protsesse razlozheniya valezha v srednetaezhnykh el'nikakh: Abstract of the thesis. dis. ... cand. boil. sciences. St. Petersburg. 21 p. (In Russ.).
- Shubin V.I. 1957. K voprosu o roste sosny i eli na organicheskom substrate [On the question of the growth of pine and spruce on an organic substrate]. — *Tr. Karel. fil. AN SSSR.* 7: 127–133 (In Russ.).
- Tedersoo L., Suvi T., Jairus T., Kõljalg U. 2008. Forest microsite effects on community composition of ectomycorrhizal fungi on seedlings of *Picea abies* and *Betula pendula*. — *Environ. Microbiol.* 10 (5): 1189–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01535.x>
- Veselkin D.V. 2000. Ektomikorizy vskhodov *Picea obovata* (Ledeb.) i *Abies sibirica* (Ledeb.), ukorenyayushchihysya na valezhe v yuzhnotaezhnykh lesakh [Ectomycorrhiza of seedlings of *Picea obovata* (Ledeb.) and *Abies sibirica* (Ledeb.) rooting on fallen trees in southern taiga forests]. — In: *Ekologiya processov biologicheskogo razlozheniya drevesiny.* Yekaterinburg. P. 42–55 (In Russ.).
- Voronina E.Yu. 2007. Mikorizy v nazemnykh ekosistemakh: ekologicheskie, fiziologicheskie i molekulyarno-geneticheskie aspekty mikoriznykh simbiozov [Mycorrhiza in terrestrial ecosystems: ecological, physiological and molecular genetic aspects of mycorrhizal symbioses]. — In: *Mikologiya segodnya.* Vol. 1. Moscow. P. 142–234 (In Russ.).
- Watson G.W., Kelsey P. 2006. The impact of soil compaction on soil aeration and fine root density of *Quercus palustris*. — *Urban Forestry Urban Greening.* 4 (2): 69–74. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2005.08.001>
- Wen Z., White P.J., Shen J., Lambers H. 2022. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition. — *New Phytol.* 233: 1620–1635. <https://doi.org/10.1111/nph.17854>