

Динамическое равновесие в природе на примере консортивных связей *Picea abies* (L.) Karst.

П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова

Учреждение образования «Витебский государственный университет
имени П.М. Машерова»

Актуализирована и применена идея о динамическом равновесии и его разновидностях в природе.

Цель исследования – показать, что микоризу следует рассматривать как пример консортивных связей, находящихся в функциональном динамическом равновесии.

Материал и методы. *Материал – микоризные корневые окончания Ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. (семейство Pinaceae Lindl.). Используются описательно-сравнительные методы исследования: аналитический эксперимент в научно-исследовательской лаборатории.*

Результаты и их обсуждение. *На фотографиях четко прослеживается, как эндотрофная стадия развития микоризы сменяется эктотрофной и, в конце концов, становится эктэндотрофной. Постепенное внедрение грибного компонента в корневые окончания растительного организма ведет к функциональной трансформации образовавшегося подвижного комплекса «дерево–гриб» с постоянным стремлением к достижению динамического равновесия. Проникновение гифов гриба вызывает мобилизацию функциональных возможностей растения. У растения изменяются пропорциональные соотношения частей корня, а у гриба – распределения гифов в клетках, между клетками и на поверхности корневого окончания, что выражается в разном количестве слоев и плотности микоризы. Этапы онтогенетического изменения микоризы достоверно могут быть рассмотрены с позиции консортивных связей в природе.*

Заключение. *Рассмотрены этапы онтогенетического изменения микоризы. Четко прослеживается, как эндотрофная стадия развития микоризы сменяется эктотрофной и, в конце концов, становится эктэндотрофной.*

*В процессе коэволюции растений и грибов в результате преобразования облигатного и факультативного паразитизма в симбиотические связи возникло «функциональное динамическое равновесие». Консортивные связи *Picea abies* (L.) Karst. иллюстрируют существующее динамическое равновесие в природе.*

Ключевые слова: *динамическое равновесие; экологическое, топическое, функциональное; консортивные связи; этапы онтогенетического изменения микоризы.*

Dynamic Balance in Nature on the Example of Consort Links of *Picea abies* (L.) Karst.

P.Yu. Kolmakov, E.V. Antonova

Educational Establishment «Vitebsk State P.M. Masherov University»

The idea of the dynamic balance and its types in nature is shaped and proved for the first time.

The purpose of the research is to demonstrate that mycoris should be considered as an example of consort links which are in functional dynamic balance.

Material and methods. *The research object is mycoris root endings of fir tree *Picea abies* (L.) Karst. (the family of Pinaceae Lindl.). The research methods are analytical experiments in the research laboratory.*

Findings and their discussion. *Photographs clearly show how the endotrophe stage of mycoris development is substituted by the ectotrophe one and finally becomes ectendotrophe. Gradual penetration of the mycoris component into the root endings of the plant organism results in the functional transformation of the formed flexible complex of tree-mycoris with constant striving to dynamic balance. Penetration of fungus hyphae causes mobilization of the functional abilities of the plant. The proportion of the root parts of the plant are modified while the fungus hyphae in cells, between cells and on the surface of the root ending distribution is modified which is expressed in different number of layers and the density of the mycoris. The stages of the ontogenetic modification of the mycoris can be reliably considered from the point of view of consort links in nature.*

Conclusion. *We considered the stages of ontogenetic transformation of mycoris. It is clearly observed that the endotrophe stage of mycoris development is substituted by the ectotrophe one and finally becomes the ectendotrophe.*

In the process of co-evolution of plants and fungi as a result of the transformation of the obligatory and the optional parasitism in symbiotic links «the functional dynamic balance» emerged. Consort links of Picea abies (L.) Karst. Illustrate the existing dynamic balance in nature.

Key words: dynamic balance: ecological, topic, functional; consort links; stages of ontogenetic transformation of mycoris.

В общей системе природы каждый организм находится в самых разнообразных взаимоотношениях со множеством других живых существ. Важнейшая особенность жизни – обмен веществ, его динамика. В естественных биогеоценозах отдельные организмы находятся в подвижном равновесии. В сообществах живых организмов нет застоя. Новые организмы возникают, старые отмирают и исчезают, но сообщество организмов остается [1].

Одной из элементарных функциональных единиц структуры биоценоза являются консорции. Различают следующие группы консорций [2]:

- индивидуальная консорция (в определении В.Н. Беклемишева) как конкретная единица, совокупность организмов, связанных с одним индивидуумом какого-либо вида высшего растения;
- популяционная консорция (в изложении Е.М. Лавренко) как совокупность организмов, связанных в каком-либо биоценозе с определенной популяцией высшего растения;
- видовая популяция, совокупность организмов, связанных с каким-либо видом высшего растения.

Все перечисленные типы консорции – классификация скорее экологическая, отражающая аспекты взаимодействий живых организмов и их сообществ между собой и с окружающей средой на различных уровнях организации живого. Но важнейшими формами консортивных связей, исходя из определения сущности консорции, являются трофические и эпифитные, которые следует использовать как критерий выделения консорций [2]. Некоторые исследователи считают, что для этого целесообразнее рассматривать только топические связи [3]. По характеру появления консортивных трофических связей можно выделить ряд типов, основные из них: паразитический, симбиотический, сапрофитный [2].

Среди растительных консортов наиболее важными в потреблении и трансформации органического вещества и его продуктов являются бактерии и грибы, особенно в области ризосферы [2]. Среди консортов различают группу биотрофов, куда относятся и микоризообразователи, потребляющие органическое вещество и использующие энергию живых растений. В данном случае связь растения-эдификатора и консорта прямая [2]. Консортивные взаимодействия Mycetalia-Plantae можно охарактеризовать через «экологическое динамическое равновесие» грибов с растениями. Исследуя крупные природные зоны, следует отметить неравномерное распространение различных видов микориз на Земле, которое может быть охарактеризовано через «топическое динамическое равновесие» грибов с растениями.

Некоторые ученые рассматривают грибной компонент как инфекцию [3], другие – как взаимовыгодный симбиоз гриба с высшим растением [4]. В настоящей работе мы воспринимаем симбиоз как «функциональное динамическое равновесие», которое во многом зависит как от внешних факторов окружающей среды, так и от физиологических процессов, происходящих внутри грибного и растительного компонентов. Нужно учесть, что внутри этого «функционального динамического равновесия» нет ни главного, ни второстепенного компонента, а есть только функциональные «партнеры», находящиеся в «динамических взаимоотношениях». «Функциональное динамическое равновесие» подразумевает не экологический, не трофический и не топический смысл консортивных связей в природе, а отражает физиологический смысл, который лежит в основе коэволюции грибов и растений. Все нарушения «функциональных динамических отношений» грибного и растительного компонентов происходят в консорции на экологическом, трофическом, топическом балансах.

Филогенетические и экологические последствия коэволюции грибов с растениями прослеживаются как в исторической ретроспективе, так и при анализе синфизиологических связей этих организмов в современных экосистемах [5].

Микотрофность – изменчивое свойство растений, зависящее от биологических особенностей симбионтов и эколого-ценотических условий. Для понимания особенностей строения и функционирования микориз важное значение имеет не только внутриклеточное расположение грибного симбионта, но и его положение по отношению к тканям эпиблемы, коры, центрального цилиндра [3].

До сих пор обсуждается вопрос о возникновении симбиоза грибов и растений. В настоящее время из многочисленных взглядов на эту проблему сложилось два направления: одни рассматривают взаимоотношения симбионтов как мутуалистический паразитизм, в основе которого лежит предположение о нападении гриба как паразита на растение и выработка со стороны последнего защитных реакций, контролирующей развитие гриба; другие считают, что отношения организмов представляют собой случай мутуалистического симбиоза, в котором сапротрофный гриб в силу своей неспособности конкурировать с почвенными микроорганизмами за питательные вещества (особенно углеводы) вынужден вступать в сожительство с растениями, от которых он и получает часть необходимых для жизнедеятельности элементов питания. Обе точки зрения на происхождение ми-

коризы объединяет признание положительной роли грибов в процессах снабжения симбионта питательными веществами и водой. Микоризообразующие грибы выступают в роли естественной кладовой источника энергии для автотрофа-симбионта. Микотрофное состояние деревьев в природных условиях расценивается нормальным и необходимым явлением, определяющим существование симбионтов. При этом оба организма находятся во взаимоотношении экологически облигатного симбиоза [6].

Впервые оформлена и доказана идея о динамическом равновесии и его разновидностях в природе.

Цель исследования – показать, что микоризу следует рассматривать как пример консортивных связей, находящихся в функциональном динамическом равновесии.

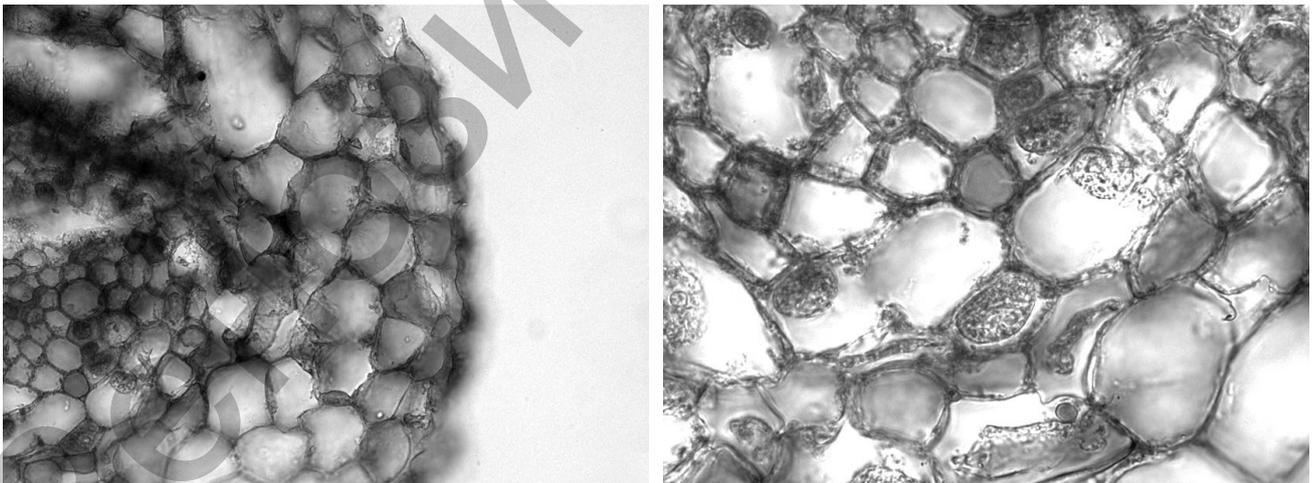
Материал и методы. Материал исследования – микоризные корневые окончания Ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. (семейство *Pinaceae* Lindl.). На территории Беларуси *Picea abies* является зональной лесной культурой, важной лесообразующей породой бореальной зоны.

Методика исследований рассмотрена нами в работе по проникновению грибного компонента в корневые окончания *Picea abies* (L.) Karst. [7].

Результаты и их обсуждение. Консортивные взаимоотношения разнообразны и встречаются в природе очень часто. Сожительство корней высших растений с грибами – одна из наиболее распространенных форм таких связей в биогеоценозах. Знания биологической роли микориз в жизни растений до сих пор остаются неполными [3].

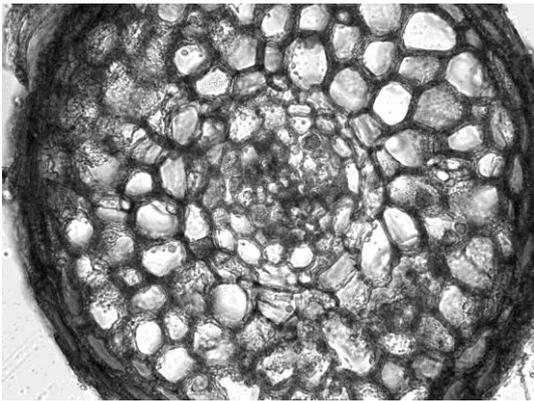
Типичная эктотрофная микориза встречается преимущественно в зрелом возрасте у сильных, хорошо развитых деревьев, а эктэндотрофная – либо у старых и ослабленных особей, либо у молодых, но растущих в неблагоприятных условиях. Формирование эктотрофных микориз у деревьев начинается обычно с эндотрофной стадии. Микоризные грибы, появляясь внутри клеток корня, мобилизуют защитные силы высшего растения, вследствие чего внутриклеточный мицелий выталкивается на интерцеллюлярные позиции. Вот почему у деревьев в спелых микоризах внутри клеток мезодермы гриба обычно мало. При старении микориз в эндодерме корня происходит увеличение содержания суберина и таннина, уменьшается проницаемость клеточных оболочек, передвижение метаболитов затрудняется. Растение уже не может воздействовать на грибную ассоциацию в старых микоризах теми же способами, что и в молодых. Гриб оказывается в состоянии проникать через клеточную оболочку, создавая картину эктэндотрофных микориз. Таким образом, старые или же вполне зрелые микоризы оказываются эктэндотрофными, а хорошо развитые микоризы с более или менее уравновешенными взаимоотношениями между симбионтами – эктотрофными. Следовательно, эктэндотрофная микориза – это не тип, а лишь одна из стадий развития эктотрофных микориз, встречающихся у большинства древесных пород [3].

Нами выделены этапы онтогенетического изменения микоризы (рис. 1–6). На фотографиях четко прослеживается, как эндотрофная стадия развития микоризы сменяется эктотрофной и, в конце концов, становится эктэндотрофной.



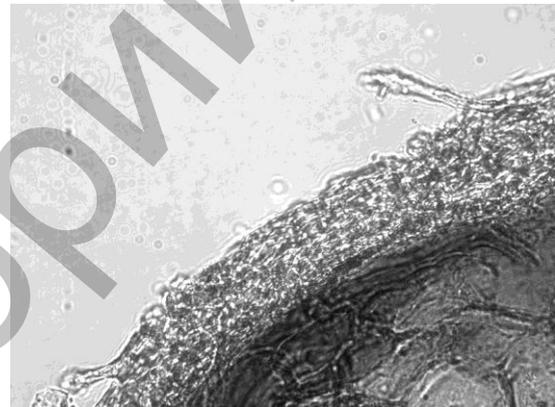
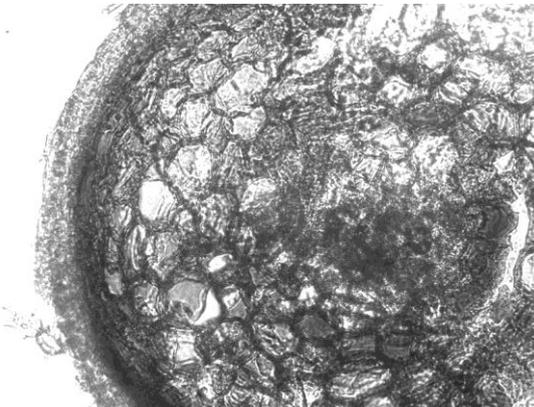
Поверхность корня без грибного компонента. Единичная суберинизация клеток. Гриб в отдельных клетках центрального цилиндра и коры.

Рис. 1. Первый этап онтогенетического изменения микоризы



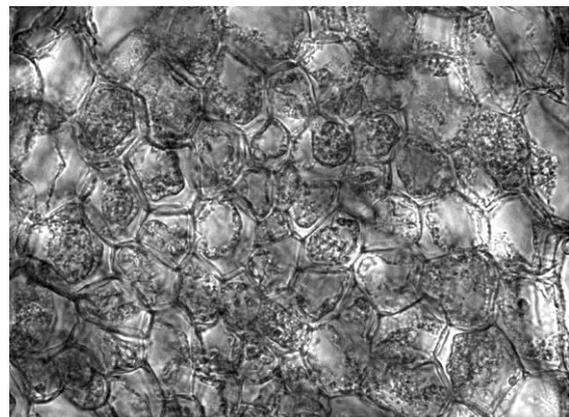
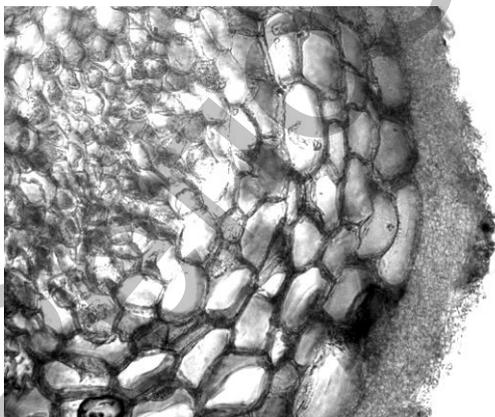
На поверхности корня встречаются единичные гифы. Грибной компонент повсеместно в клетках поперечного сечения корня

Рис. 2. Второй этап онтогенетического изменения микоризы



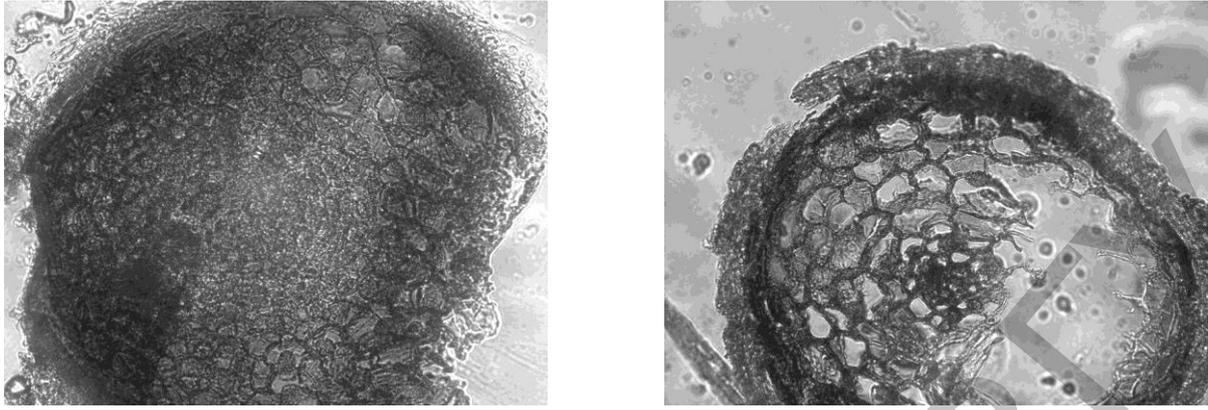
Одиночный грибной чехол. Массовая суберинизация клеток.

Рис. 3. Третий этап онтогенетического изменения микоризы



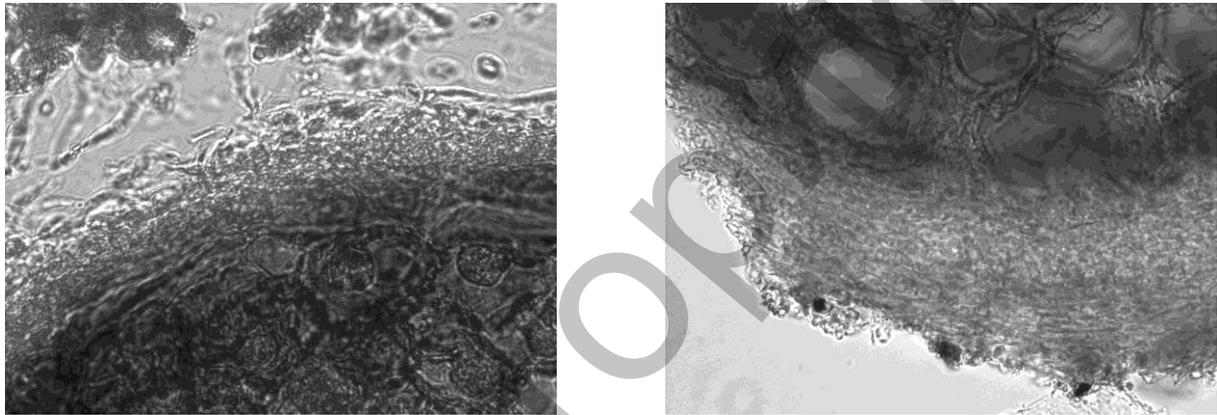
Сформировавшийся одиночный грибной чехол. Тотальная суберинизация клеток. Стела переполнена грибным компонентом.

Рис. 4. Четвертый этап онтогенетического изменения микоризы



Глобальная суберинизация клеток. Стела маленького размера.

Рис. 5. Пятый этап онтогенетического изменения микоризы



Двойной грибной чехол. Наличие грибного компонента в суберинизированных клетках коры.

Рис. 6. Шестой этап онтогенетического изменения микоризы

Активная грибная атака приводит к изменению гармоничности в анатомической структуре и слаженности функционирования слоев корневого окончания. Как только гриб использует протопласты живых клеток центрального осевого цилиндра, объем стелы уменьшается (рис. 5). Суберинизация охватывает практически весь поперечник корня. Грибной компонент, возможно, проникает вторично в клетки корня (рис. 6). Тем самым восстанавливается нарушенное уравновешенное состояние и достигается функциональное динамическое равновесие. Грибной компонент можно рассматривать как стимулятор онтогенетического и филогенетического развития и совершенствования проводящей системы растения.

Постепенное внедрение грибного компонента в корневые окончания растительного организма ведет к функциональной трансформации образовавшегося подвижного комплекса «дерево–гриб» с постоянным стремлением к достижению динамического равновесия. Проникновение гифов гриба вызывает мобилизацию функциональных возможностей растения. У растения изменяются пропорциональные соотношения частей корня, а у гриба – распределения гифов в клетках, между клетками и на поверхности корневого окончания, что выражается в разном количестве слоев и плотности микоризы.

Заключение. Таким образом, в исследовании рассмотрены этапы онтогенетического изменения микоризы. Четко прослеживается, как эндотрофная стадия развития микоризы сменяется эктотрофной, и в конце концов, становится эктэндотрофной.

В процессе коэволюции растений и грибов в результате преобразования облигатного и факультативного паразитизма в симбиотические связи возникло «функциональное динамическое равновесие». Консортивные связи *Picea abies* (L.) Karst. иллюстрируют существующее динамическое равновесие в природе.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Петерман, И. Интересна ли ботаника? / И. Петерман, В. Чирнер. – М.: Мир, 1979. – 198 с.
2. Корчагин, А.А. Строение растительных сообществ / А.А. Корчагин // Полевая геоботаника. – 1976. – Т. V. – 320 с.
3. Селиванов, И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И.А. Селиванов. – М.: Наука, 1981. – 232 с.
4. Смит, С.Э. Микоризный симбиоз / С.Э. Смит, Д.Дж. Рид. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 776 с.
5. Каратыгин, И.В. Козволюция грибов и растений / И.В. Каратыгин. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 118 с.
6. Бурова, Л.Г. Загадочный мир грибов / Л.Г. Бурова. – М.: Наука, 1991. – 97 с.
7. Колмаков, П.Ю. Проникновение грибного компонента в корневые окончания *Picea abies* (L.) Karst. / П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова // Весн. Вісб. дзярж. ун-та. – 2017. – № 4(97). – С. 40–47.

R E F E R E N C E S

1. Peterman I., Chirner V. *Interesna li botanika?* [Is Botany Interesting?], M., Mir, 1979, 198 p.
2. Korchagin A.A. *Polevaya geobotanika* [Field Geobotany], Leningrad, Nauka, V, 1976, 320 p.
3. Selivanov I.A. *Mikosimbiofizizm kak forma konsortivnykh svyazei v rastitelnom pokrove Sovetskogo Soyuz* [Mycosymbiotrophism as a Form of Consort Links in the Vegetation of the Soviet Union], M., Nauka, 1981, 232 p.
4. Smith S.E., Read D.J. *Mikorizny simbioz* [Mycoriz Symbiosis], M., Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 776 p.
5. Karatygin I.V. *Koevoliutsiya gribov i rastenii* [Co-evolution of Fungi and Plants], St. Petersburg, Gidrometeoizdat, 1993, 118 p.
6. Burova L.G. *Zagadochni mir gribov* [Secret World of Fungi], M., Nauka, 1991, 97 p.
7. Kolmakov N.Yu., Antonova E.V. *Vesnik VDU* [Journal of VSU], 2017, 4 (97), pp. 40–47.

Поступила в редакцию 18.05.2018

Адрес для корреспонденции: e-mail: pavel_kolmakov@list.ru – Колмаков П.Ю.