

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ КОНСОРЦИИ

П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова

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

Строение корневой системы – это уменьшенная зеркальная проекция кроны дерева, геометрическое подобие, своеобразная анизоморфия. С возрастными изменениями происходит нарушение соотношений объемных пропорций кроны и корневой системы, но с сохранением определенной сбалансированности надземной и подземной частей растения, то есть проявляется действие динамического равновесия, что приводит к устойчивости растений в пространстве и во времени.

Взаимное узнавание грибного и растительного компонентов изначально осуществляется на молекулярном уровне: на основе сходных нуклеотидных последовательностей, с которых происходит экспрессия генов. Это является следствием эволюции на молекулярном уровне.

Цель работы – проанализировать особенности морфологического и анатомического строения микоризных корневых окончаний *Picea abies* (L.) Karst. в импактной зоне.

Материал и методы. Материал исследования – односезонные корни Ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. (семейство Pinaceae Lindl.). Используются описательно-сравнительные методы исследования, в частности аналитический эксперимент в научно-исследовательской лаборатории.

Результаты и их обсуждение. В индивидуальной консорции существует математическая и физиологическая зависимость объемов форм кроны и корневой системы.

Форма контура ширококонической подземной части не изменяется, так как корневая система должна удерживать узкоконическую форму кроны. Изменяется наполнение и распределение корней по контуру с активизацией корнеобразования по его периферии. Корни-разведчики из группы *simple* лучше всего развиваются со стороны, менее подверженной вытаптыванию (принцип комфортности).

Сплошная суберинизация экзодермальных клеток как барьер к повторному проникновению грибного компонента внутрь корневого окончания и предотвращения его выхода наружу является способом контроля над грибом. Гриб более мобилен в эволюционном и физиологическом плане, чем растение.

С изменением пространственного распределения корневой системы меняются глубина и объемно-структурные соотношения консортивных связей (закон морфологического соответствия).

Заключение. Растение контролирует и регулирует проникновение грибного компонента. Идет постоянное отмирание и образование микоризных корневых окончаний, что согласуется с принципами непрерывности процессов, устойчивости во времени и пространстве.

Структурные изменения сопряжены с экологическими и физиологическими факторами. Последние зависят от видового состава растительного и грибного компонентов.

Принцип динамического равновесия согласуется с законом пространственно-временного морфолого-анатомического баланса индивидуальной консорции: над- и подземные части растения, а также непрерывное взаимодействие грибного и растительного компонентов в микоризных корневых окончаниях объемно-пропорционально соответствуют друг другу на протяжении онтогенетического развития растения и гриба.

Взаимоконтроль над физиологическими процессами и регуляция функций обоих партнеров консорции являются доказательствами коэволюции.

Ключевые слова: микоризные корневые окончания, консортивные связи, пропорциональные соотношения наземной и подземной частей, экологическая и онтогенетическая анизоморфия.

STRUCTURAL FEATURES OF AN INDIVIDUAL CONSORTIUM

P.Yu. Kolmakov, E.V. Antonova

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

The structure of the root system is a diminished mirror projection of the tree crown, a geometric copy, a kind of anyzomorphy. Ageing processes result in the imbalance of the correlation of the volume proportions of the crown and the root system but with the preservation of a certain balance between the under-earth and above-earth parts of the plant; otherwise, dynamic balance takes place which results in the stability of the plant in space and in time.

Mutual recognition of the fungi and the plant components is initially performed on the molecular level: on the basis of similar nucleotide sequences from which the expression of genes takes place. This is the result of evolution on the molecular level.

*The purpose of the paper is to analyze the features of the morphological and anatomical composition of mycorrhizal root endings of *Picea abies* (L.) Karst. in the impact zone.*

Material and methods. *The research material is one season roots of *Picea abies* (L.) Karst. (the family of Pinaceae Lindl.). The descriptive and comparative research methods are used: an analytical experiment at the research laboratory.*

Findings and their discussion. *In an individual consortium there is mathematical and physiological dependence of the volumes of the crown and the root system forms.*

The contour form of the wide-cone under-earth part does not change since the root system must keep the narrow-cone form of the crown. The contour filling and the distribution of roots transforms with the activation of root formation over its periphery. Scout roots from the simple group develop better on the side, which is less trampled down (the comfort principle).

Overall suberization of exodermal cells is a way of control over fungi as a barrier against secondary penetration of the fungi component into the root ending and prevention of its exit outside. The fungus is more mobile evolutionally and physiologically than the plant.

With the transformation of the space distribution of the root system the depth and the volume and structural correlations of consort links (the law of morphological correspondence) change.

Conclusion. *The plant controls and regulates the penetration of the fungus component. Constant dying and formation of mycorrhizal root endings goes on which agrees with the principles of continuity of the processes, stability in time and space.*

Structural changes agree with ecological and physiological factors. The latter depend on the species composition of the plant and the fungus components.

The principle of dynamic balance agrees with the law of space and time morphological and anatomic balance of an individual consortium: the above- and the under earth parts of the plant as well as continuous interaction of the fungus and plant components in mycorrhizal root endings correspond each other from the volume and proportional point of view over the ontogenetic development of the plant and the fungus.

Mutual control and regulation of functions of physiological processes of both the consortium partners are the proof of co-evolution.

Key words: *mycorrhizal root endings, consort links, proportional correlations of the above and under earth parts, ecological and ontogenetic anisomorphy.*

Устойчивое состояние любого комплекса достигается только сбалансированностью противоположностей [1]. Любой вид организмов – это сложная адаптивная система, интегрирующая в своей организации опыт длительного исторического взаимодействия с определенной экологической средой в рамках развертывания тех возможностей развития, которые были унаследованы им от соответствующего предка. Следовательно, нельзя упускать из поля зрения те явления и признаки, в которых может находить выражение преемственность в развитии форм организмов, вероятные каналы этой преемственности, затемняемой последующими адаптивными изменениями тех или иных черт организации. Суть сложности в отношении использования морфологических признаков в эволюционных реконструкциях состоит в диалектике взаимосвязей формы (структуры) и содержания (функции). Взаимозависимость формы и функции имеет огромное значение при познании закономерностей биологической организации как целого и ее эволюции. Любая форма служит для выполнения определенной функции или нескольких функций. Через функциональное совершенствование отбор приводит к прогрессивной дифференциации органов и тканей, причем не исключается в какой-то мере и регрессивный морфогенез. Функциональная дифференциация однотипных гомологичных органов может вести к их соответствующему структурному преобразованию. Органическая форма обусловлена комплексной реакцией организма данного вида на типичные условия его формирования [2]. Органическая форма отображает проявление внутренних связей, характеризующих жизнь на каждом уровне: органеллы, клетки, ткани, органы, организмы. Форма представляет собой выражение саморегулирующегося равновесия, которое достигается при развитии, поддерживается в течение жизни и восстанавливается в случае его нарушения [3].

Возможно, строение корневой системы – это зеркальная проекция кроны дерева в уменьшенных пропорциональных соотношениях. Наблюдается некое геометрическое подобие, своеобразная анизоморфия. Однако с возрастными изменениями происходит и нарушение соотношений объемных пропорций кроны и корневой системы, но с сохранением определенной сбалансированности надземной и подземной частей растения, то есть проявляется действие динамического равновесия, что приводит к устойчивости растений в пространстве и во времени.

В природных условиях у взрослых деревьев короткие боковые корни первого, второго и последующих порядков, обладающие обычно ограниченным ростом, образуются сезонно на оси длинных неограниченно растущих корней [4].

Ель как эдификатор не только потому, что тенелюбивая порода, но и, возможно, за счет многочисленных отмирающих односезонных микоризных корневых окончаний. Глицериды феллоновой кислоты долго разлагаются. В результате происходит разрыхление почвы и изменение pH субстрата.

В ходе эволюционного развития эколого-морфологические стороны адаптаций конвергируют сильнее, чем физиолого-биохимические. Это особенно касается молекулярного уровня организации [2].

При первом контакте гиф с поверхностью корня они могут претерпевать морфологические изменения перед формированием чехла или сети Гартига. Эти изменения заключаются в усилении ветвления и слияния кончиков гиф [5]. Механизмы, действующие при прикреплении совместимых гиф к корню и отторжении несовместимых, пока неизвестны, но на тонкость подобных механизмов указывают различия в совместимости при соединении растения-хозяина с разными изолятами эктомикоризного (далее ЭМ) гриба [6–8]. Есть свидетельство того, что в защитной реакции может участвовать более интенсивное отложение фенольных соединений в точке контакта с несовместимыми видами или штаммами [9], но это, вероятно, позднее проявление многих эффектов, возникающих при взаимодействии, среди которых наиболее значимые действуют на молекулярном уровне [10].

Возможно, взаимное узнавание грибного и растительного компонентов осуществляется изначально на молекулярном уровне: на основе сходных нуклеотидных последовательностей, с которых происходит экспрессия генов. Это является следствием эволюции на молекулярном уровне.

Есть предположение, что у хвойных стенки корневых клеток в зоне, восприимчивой к внедрению, имеют более высокое соотношение пектин/целлюлоза, чем в полностью сформировавшихся клеточных стенках, и тем самым они более доступны для проникновения грибного симбионта. Способность ЭМ грибов при определенных условиях вырабатывать ферменты, необходимые для разложения неодревесневших клеточных стенок, демонстрирует их проникновение в клетки ризодермы при образовании арбутоидных и эктэндомикориз. Последовательное развитие ведет к появлению структурной целостности, возможно, принимающей участие в обмене питательными веществами, и завершается проникновением грибного партнера сквозь стенку отмирающей клетки. Продолжительность этой последовательности событий около 80 дней. К этому времени чехол может еще присутствовать в качестве отмирающей структуры или постепенно утрачиваться [11].

Функциональная продолжительность жизни контактной зоны гриб–корень – порядка нескольких дней [11], структурные элементы тонких корней могут сохраняться в почве годами. Эти временные различия, которые оказывают существенное влияние как на обмен питательными веществами на уровне отдельной особи растений, так и на круговорот C в пределах экосистемы, осложняют изучение и определение продолжительности жизни ЭМ корневого окончания. Учитывая эти трудности, следует различать сроки функционирования на клеточном уровне и жизни ЭМ окончания в целом [12; 13].

Исследование анатомии столетней ели выявило резкий контраст между продолжительностью функционирования микоризной контактной зоны и сроками существования всего органа в целом. Основываясь преимущественно на облике тканей стелы, А. Орлов вычислил, что свыше 40% таких корней сохраняли жизнеспособность более чем в течение трех лет [12; 13].

Цель работы – проанализировать особенности морфологического и анатомического строения микоризных корневых окончаний *Picea abies* (L.) Karst. в импактной зоне.

Материал и методы. Материал исследования – односезонные корни Ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. (семейство *Pinaceae* Lindl.). Использованы описательно-сравнительные методы исследования, в частности аналитический эксперимент в научно-исследовательской лаборатории.

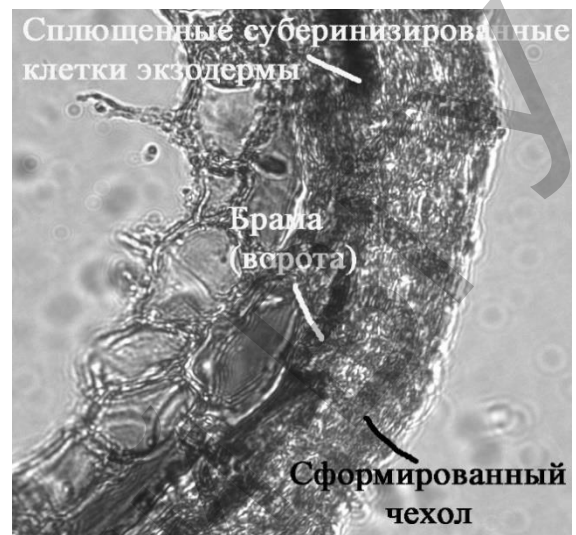
Методика исследований рассмотрена нами в работе по проникновению грибного компонента в корневые окончания *Picea abies* (L.) Karst. [14].

Результаты и их обсуждение. Живые организмы в консорции взаимодействуют друг с другом в рамках эдасферы. Соотношение между над- и подземными частями эдасферы играет большую роль в динамическом и устойчивом развитии консортивных связей [15].

В индивидуальной консорции, вероятно, существует математическая и физиологическая зависимость объемов форм кроны и корневой системы.

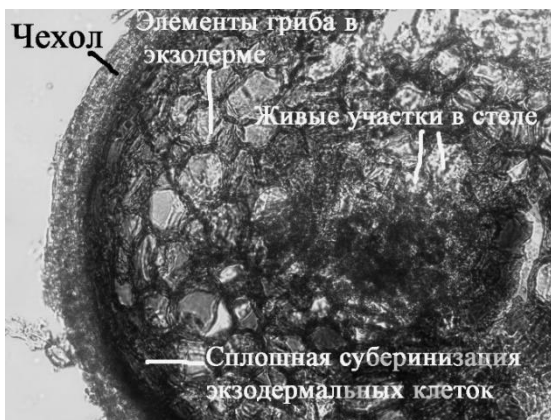
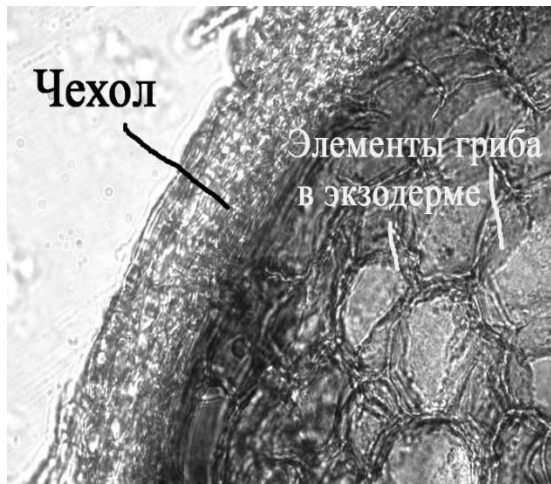
Форма контура ширококонической подземной части не изменяется, так как корневая система должна удерживать узкоконическую форму кроны. Изменяется наполнение и распределение корней по контуру с активизацией корнеобразования по его периферии. Корни-разведчики из группы simple лучше всего развиваются со стороны, менее подверженной вытаптыванию (принцип комфортности) (рис. 4).

Особенности морфологического и анатомического строения микоризных корневых окончаний *Picea abies* (L.) Karst. в импактной зоне отражают комплексы на рис. 1–4.



Максимальное развитие гриба и корня при открытой браме (воротах). Растение опаздывает с суберинизацией. Через браму (ворота) в экзодерме гриб ушел и сформировал чехол. В чехле нет стерильных элементов гимениального слоя. Часть грибного компонента остается внутри в отдельных клетках коры и стелы в виде везикул и пелотонов. Гриб вышел → стела уменьшается и не функционирует. Гриб более мобилен в эволюционном и физиологическом плане, чем растение.

Рис. 1. Анатомический комплекс 1



Сплошная суберинизация экзодермальных клеток может быть расценена как способ контроля над грибом, как барьер к повторному проникновению грибного компонента внутрь корневого окончания и предотвращения его выхода наружу. Гриб «закрыт» внутри клеток растительного компонента. Тем самым завершается данный этап развития корня. Начинается следующий – финальный.

Рис. 2. Анатомический комплекс 2



Деструкция корневого окончания и грибного чехла. Функционально мертвый рыхлый чехол. Пелотоны и везикулы «замкнуты» внутри клеток экзо-мезодермы. Возможно, переполнение клеток стелы и первичной коры грибным компонентом приводит к повышенной предельной суберинизации как способу защиты растения от вторжения гриба и, в конечном итоге, к отмиранию корневого окончания. Этот корень умер, но улучшил эдафическую обстановку вокруг себя для новых корневых окончаний.

Растение и гриб достигли физиологического конечного пика. Динамическое равновесие дошло до финала.

Рис. 3. Анатомический комплекс 3



Антропоическое воздействие приводит к неравномерной суберинизации корня. Увеличивается механическая прочность корневого окончания, и гриб в этом в какой-то мере помогает, в связи с чем одна сторона корня остается функциональной.

Анатомия и морфология взаимосвязаны. Односторонняя суберинизация формирует однобокий корень. Нарушения в развитии подземной части приводят к деградации надземной части растения: проявляется четко выраженная экологическая анизоморфия.

Рис. 4. Анатомио-морфологический комплекс 4

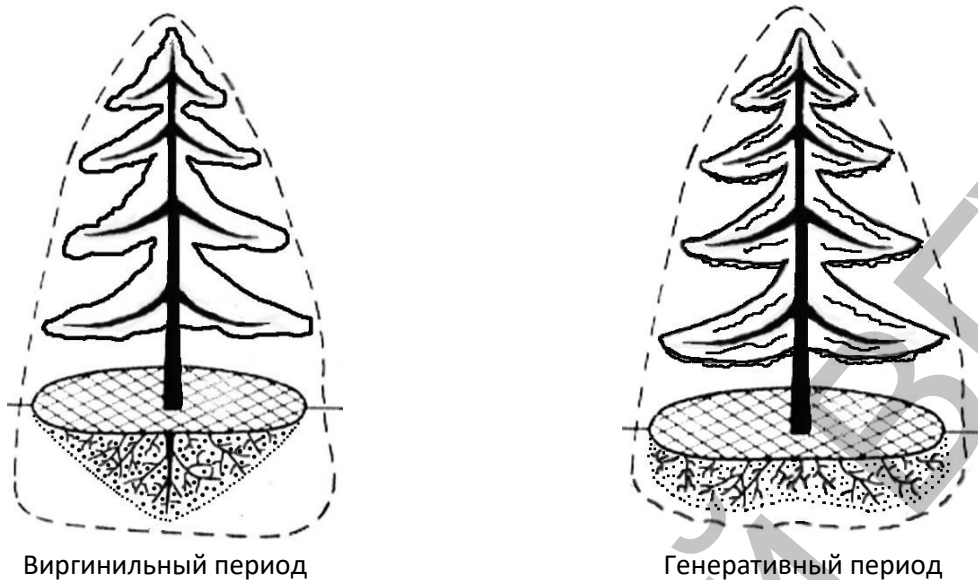


Рис. 5. Онтогенетическая анизоморфия *Picea abies* (L.) Karst.

Заключение. Растение контролирует и регулирует проникновение грибного компонента. Идет постоянное отмирание и образование микоризных корневых окончаний, что согласуется с принципами непрерывности процессов, устойчивости во времени и пространстве.

Структурные изменения сопряжены с экологическими и физиологическими факторами. Последние зависят от видового состава растительного и грибного компонентов.

Принцип динамического равновесия согласуется с законом пространственно-временного морфолого-анатомического баланса индивидуальной консорции: над- и подземные части растения, а также непрерывное взаимодействие грибного и растительного компонентов в микоризных корневых окончаниях объемно-пропорционально соответствуют друг другу на протяжении онтогенетического развития растения и гриба.

Взаимоконтроль над физиологическими процессами и регуляция функций обоих партнеров консорции являются доказательствами коэволюции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Хлебович, В.В. О стратегических решениях живой природы / В.В. Хлебович // Успехи современной биологии. – 2018. – Т. 138, № 6. – С. 627–630.
2. Рыковский, Г.Ф. Происхождение и эволюция мохообразных / Г.Ф. Рыковский. – Минск: Бел. навука, 2011. – 433 с.
3. Синнот, Э. Морфогенез растений / Э. Синнот. – М.: Издательство иностранной литературы, 1963. – 603 с.
4. Смит, С.Э. Микоризный симбиоз / С.Э. Смит, Д.Д. Рид. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 776 с.
5. Jacobs, P.E. Altered fungal morphogenesis during early stages of ectomycorrhiza in *Eucalyptus pilularis* / P.E. Jacobs, R.L. Peterson, H.B. Massicotte // Scanning Microscopy. – 1989. – Vol. 3. – P. 249–255.
6. Malajczuk, N. Infectivity of pine and eucalypt isolates of *Pisolithus tinctorius* on the roots of *Eucalyptus urophylla* in vitro / N. Malajczuk, F. Lapeyrie, J. Garbaye // New Phytologist. – 1990. – Vol. 114. – P. 627–631.

7. Lei, J. Root factors stimulate ³²P uptake and plasmalemma ATPase activity in vesicular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita* / J. Lei, G. Bécard, J.G. Catford, Y. Piché // *New Phytologist*. – 1991. – Vol. 118. – P. 289–294.
8. Burgess, T. Variation in mycorrhizal development and growth stimulation of 20 isolates of *Pisolithus* inoculated onto *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden / T. Burgess, B. Dell, N. Malajczuk // *New Phytologist*. – 1994. – Vol. 127. – P. 731–739.
9. Malajczuk, N. Ectomycorrhiza formation in Eucalyptus. II. The ultrastructure of compatible and incompatible mycorrhizal fungi and associated roots / N. Malajczuk, R. Molina, R. Trappe // *New Phytologist*. – 1984. – Vol. 96. – P. 43–53.
10. Albrecht, C. Chitinase and peroxidase activities are induced in *Eucalyptus* roots according to aggressiveness of Australian ectomycorrhizal strains of *Pisolithus* sp. / C. Albrecht, T. Burgess, B. Dell, F. Lapeyrie // *New Phytologist*. – 1994. – Vol. 127. – P. 217–222.
11. Downes, G.M. A study of spruce *Picea sitchensis* Bong. Carr. Ectomycorrhizas. I. Morphological and cellular changes in mycorrhizas formed by *Tylospora fibrillose* Burt Donk and *Paxillus involutus* (Batsch ex Fr.) Fr. / G.M. Downes, I.J. Alexander, J.W.G. Cairney // *New Phytologist*. – 1992. – Vol. 122. – P. 141–152.
12. Orlov, A. Observations on absorbing roots of spruce (*Picea exelsa* Link.) in conditions / A. Orlov // *Botanicheskii Zhurnal SSSR*. – 1957. – Vol. 42. – P. 1172–1180.
13. Orlov, A.Y. Further observations on the growth of absorbing roots of spruce (*Picea exelsa* Link.) in natural conditions / A.Y. Orlov // *Botanicheskii Zhurnal SSSR*. – 1960. – Vol. 173. – P. 91–102.
14. Колмаков, П.Ю. Проникновение грибного компонента в корневые окончания *Picea abies* (L.) Karst. / П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова // *Вестн. Віцеб. дзярж. ун-та*. – 2017. – № 4(97). – С. 40–47.
15. Корчагин, А.А. Строение растительных сообществ / А.А. Корчагин // *Полевая геоботаника*. – Л.: Наука, 1976. – Т. V. – 320 с.

REFERENCES

1. Khlebovich V.V. *Uspekhi sovremennoi biologii* [Advances of the Contemporary Biology], 2018, 6(138), pp. 627–630.
2. Rykovski G.F. *Proiskhozhdeniye i evolutsiya mokhoobraznykh* [Origin and Evolution of Bryophytes], Mn., Bel. navuka, 2011, 433 p.
3. Synnot E. *Morfogenez rasteni* [Morphogenesis of Plants], M., Izdatelstvo inostrannoi literature, 1963, 603 p.
4. Smyth S.E., Read D.D. *Mikorizni simbioz* [Mycorisis Symbiosis], M., Tovarishchestvo nauchnykh izdani KMK, 2012, 776 p.
5. Jacobs, P.E. Altered fungal morphogenesis during early stages of ectomycorrhiza in *Eucalyptus pilularis* / P.E. Jacobs, R.L. Peterson, H.B. Massicotte // *Scanning Microscopy*. – 1989. – Vol. 3. – P. 249–255.
6. Malajczuk, N. Infectivity of pine and eucalypt isolates of *Pisolithus tinctorius* on the roots of *Eucalyptus urophylla in vitro* / N. Malajczuk, F. Lapeyrie, J. Garbaye // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 114. – P. 627–631.
7. Lei, J. Root factors stimulate ³²P uptake and plasmalemma ATPase activity in vesicular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita* / J. Lei, G. Bécard, J.G. Catford, Y. Piché // *New Phytologist*. – Vol. 118. – 1991. – P. 289–294.
8. Burgess, T. Variation in mycorrhizal development and growth stimulation of 20 isolates of *Pisolithus* inoculated onto *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden / T. Burgess, B. Dell, N. Malajczuk // *New Phytologist*. – 1994. – Vol. 127. – P. 731–739.
9. Malajczuk, N. Ectomycorrhiza formation in Eucalyptus. II. The ultrastructure of compatible and incompatible mycorrhizal fungi and associated roots / N. Malajczuk, R. Molina, R. Trappe // *New Phytologist*. – 1984. – Vol. 96. – P. 43–53.
10. Albrecht, C. Chitinase and peroxidase activities are induced in *Eucalyptus* roots according to aggressiveness of Australian ectomycorrhizal strains of *Pisolithus* sp. / C. Albrecht, T. Burgess, B. Dell, F. Lapeyrie // *New Phytologist*. – Vol. 127. – 1994. – P. 217–222.
11. Downes, G.M. A study of spruce *Picea sitchensis* Bong. Carr. Ectomycorrhizas. I. Morphological and cellular changes in mycorrhizas formed by *Tylospora fibrillose* Burt Donk and *Paxillus involutus* (Batsch ex Fr.) Fr. / G.M. Downes, I.J., Alexander, J.W.G. Cairney // *New Phytologist*. – 1992. – Vol. 122. – P. 141–152.
12. Orlov, A. Observations on absorbing roots of spruce (*Picea exelsa* Link.) in conditions / A. Orlov // *Botanicheskii Zhurnal SSSR*. – Vol. 42. – 1957. – P. 1172–1180.
13. Orlov, A. Y. Further observations on the growth of absorbing roots of spruce (*Picea exelsa* Link.) in natural conditions / A.Y. Orlov // *Botanicheskii Zhurnal SSSR*. – 1960. – Vol. 173. – P. 91–102.
14. Колмаков П.Ю., Антонова Е.В. *Vesnik VDU* [Journal of Vitebsk State University], 2017, 4 (97), pp. 40–47.
15. Korchagin A.A. *Polevaya geobotanika* [Field Geobotany], 1976, Ln., Nauka, V, 320 p.

Поступила в редакцию 18.03.2019

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